



**Historique des perturbations naturelles de l'Holocène : Analyses micro-fossiles des
sédiments du lac Flévy**

Par Anne-Elizabeth Harvey

**Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du
grade de Maîtrise en Ressources renouvelables**

Québec, Canada

© Anne-Elizabeth Harvey, 2018

RÉSUMÉ

Les perturbations naturelles ont de gros impacts sur la dynamique des peuplements de la forêt boréale. Les feux de forêt et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) demeurent les perturbations les plus importantes de la forêt boréale du Québec. Les réchauffements climatiques changeraient la dynamique de ces perturbations, ce qui pourrait avoir des impacts majeurs sur la composition et la structure de la forêt. Il est important de faire un historique de ces perturbations afin d'évaluer les effets qu'auront ces changements climatiques sur la forêt boréale. L'historique des feux, qui ont lieu au cours de l'Holocène, est effectué grâce aux charbons de bois trouvés dans les sédiments. Toutefois, l'historique des épidémies de la TBE ne remonte qu'au dernier millénaire avec les analyses dendrochronologiques. Le dénombrement des capsules céphaliques et des fèces des larves de la TBE a déjà été effectué, mais leur identification est difficile et leur quantité est limitée. Ce mémoire présente une nouvelle méthode d'extraction d'un nouveau microfossile afin de déceler les épidémies de la TBE de l'Holocène, les écailles de papillons. Il présente aussi une comparaison entre la fréquence des épidémies de la TBE et celle des feux enregistrés pendant l'Holocène, afin de déterminer une interaction entre ces deux perturbations. Les écailles de papillons et les charbons ont été dénombrés dans des carottes de sédiment provenant du lac Flévy situé dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean. En utilisant le logiciel CharAnalysis, les pics d'accumulation élevés d'écailles de papillons ont été interprétés comme étant des épidémies de la TBE. L'augmentation de la fréquence des épidémies coïncide avec les périodes chaudes de l'Holocène étant favorables au développement des larves de la TBE. Une relation inverse a été déterminée entre la fréquence de ces deux perturbations naturelles. Lorsque la fréquence des activités de la TBE était élevée, celle des feux de forêts était moins importante. En effet, une diminution de la fréquence des feux augmente la proportion des sapins baumiers dans le paysage favorisant l'expansion et l'impact des épidémies de la TBE. Ces analyses permettront, à long terme, de développer des plans de gestion afin de répondre aux différents impacts de l'interaction entre les feux et les épidémies de la TBE qui seront causés dans le futur.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES TABLEAUX	v
LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES ABRÉVIATIONS	viii
DÉDICACE	ix
REMERCIEMENTS	x
INTRODUCTION	11
CHAPITRE 1	16
MISE AU POINT D'UNE TECHNIQUE D'ANALYSE DE MICRORESTES DE LA	
TBE	16
1.1 PROBLÉMATIQUE	16
1.2 MÉTHODOLOGIE	18
1.2.1 ÉCHANTILLONNAGE	18
1.2.2 DATATION DES ÉCHANTILLONS AU CARBONE 14	20
1.2.3 DÉFLOCULATION ET TAMISAGE	20
1.2.4 PRÉCIPITATION DES ÉCAILLES	21
1.2.5 IDENTIFICATION DES ÉCAILLES	22
1.2.6 ANALYSE DES ÉCAILLES DE TBE	26
1.3 RÉSULTATS	28
1.3.1 PROFIL CHRONOLOGIQUE DE LA PREMIÈRE CAROTTE DU LAC FLÉVY	
.....	28
1.3.2 HISTORIQUE DES TEMPÉRATURES EN JUILLET EN AMÉRIQUE DU	
NORD ET TAUX D'ACCUMULATION DES MACRO-RESTES DES DIFFÉRENTES	
ESPÈCES DE RÉSINEUX DU LAC FLÉVY	30
1.3.3 TAUX D'ACCUMULATION DES ÉCAILLES DE LA TBE	33
1.3.4 ÉVÈNEMENTS OÙ LES POPULATIONS DE LA TBE SONT ÉLEVÉES	
(EPE) ET FRÉQUENCE DE CES ÉVÈNEMENTS	35

1.3.5	INTERVALLES DE TEMPS ENTRE LES EPE	36
1.3.6	CLASSEMENT DES ÉCAILLES	37
1.4	DISCUSSION	39
1.4.1	DISTRIBUTION DES ÉCAILLES DE LA TBE ET FRÉQUENCE DES EPE.	39
1.4.2	INTERVALLE DE TEMPS ENTRE LES ÉPIDÉMIES DE LA TBE.....	41
1.4.3	IDENTIFICATION DES ÉCAILLES	42
CHAPITRE 2	44
RELATION ENTRE LES FEUX ET LES ÉPIDÉMIES DE LA TBE	44
2.1	PROBLÉMATIQUE	44
2.2	MÉTHODOLOGIE	47
2.2.1	ÉCHANTILLONNAGE	47
2.2.2	DATATION DES ÉCHANTILLONS AU CARBONE 14	47
2.2.3	DÉFLOCULATION ET TAMISAGE	47
2.2.4	ANALYSE DES CHARBONS ET COMPARAISON AVEC LES ÉCAILLES DE LA TBE 48	
2.3	RÉSULTATS.....	48
2.3.1	PROFIL CHRONOLOGIQUE DE LA DEUXIÈME CAROTTE DE SÉDIMENTS DU LAC FLÉVY.....	48
2.3.2	TAUX D'ACCUMULATION DES ÉCAILLES DE TBE ET DES CHARBONS DE BOIS.....	50
2.3.3	FEUX ENREGISTRÉS	52
2.3.4	FRÉQUENCE DES FEUX ET DES ÉPIDÉMIES DE LA TBE	53
2.3.5	INTERVALLE DE TEMPS ENTRE LES FEUX (FRI) ET CELUI ENTRE LES ÉPIDÉMIES DE LA TBE (SBORI)	55
2.4	DISCUSSION.....	57
2.4.1	DISTRIBUTION DES CHARBONS DE BOIS ET FRÉQUENCE DES FEUX..	57
2.4.2	TAUX D'ACCUMULATION DES CHARBONS DE BOIS ET DES ÉCAILLES DE LA TBE ET FRÉQUENCE DES ÉVÈNEMENTS	58
CONCLUSION	61
RÉFÉRENCES	63

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1. DATES RADIOCARBONES CONVENTIONNELLES ET DATES ¹⁴ C CALIBRÉES DES ÉCHANTILLONS DE SÉDIMENT DE LA PREMIÈRE CAROTTE DU LAC FLÉVY	29
TABLEAU 2. POURCENTAGE DES CLASSEMENTS DES ÉCAILLES POUR LES ANNÉES 1947, 3198 ET 3924 CAL. BP POUR TROIS ESPÈCES DE PAPILLON SOIT LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE (TBE), L'ARPEUTEUSE DE LA PRUCHE (ARP) ET LA LIVRÉE DES FORÊTS (LDF).....	38
TABLEAU 3. DATES RADIOCARBONES CONVENTIONNELLES ET DATES ¹⁴ C CALIBRÉES DES ÉCHANTILLONS DE SÉDIMENT DE LA DEUXIÈME CAROTTE DU LAC FLÉVY	49

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1. CARTE DE L'EMPLACEMENT DU LAC FLÉVY DANS LA RÉGION DU SAGUENAY LAC-SAINT-JEAN	18
FIGURE 2. PROFIL STRATIGRAPHIQUE DES SÉDIMENTS DU LAC FLÉVY	19
FIGURE 3. ANALYSE DISCRIMINANTE CLASSANT LES TROIS ESPÈCES DE PAPILLONS RAVAGEURS SELON LES PARAMÈTRES DE FORME DE LEURS ÉCAILLES (NAVARRO ET AL. 2017).....	24
FIGURE 4. MORPHOTYPES DES ÉCAILLES DES TROIS ESPÈCES DE PAPILLONS RAVAGEURS SUITE À L'ANALYSE DISCRIMINANTE DES DIFFÉRENTS PARAMÈTRES DE FORME (NAVARRO <i>ET AL.</i> 2017).	25
FIGURE 5. EXEMPLE D'UNE SÉRIE CHRONOLOGIQUE D'ACCUMULATION D'ÉCAILLES DÉMONTRANT LES DIFFÉRENTS TYPES DE LISSAGE POUVANT ÊTRE UTILISÉS (HIGUERA 2009).....	27
FIGURE 6. MODÈLE ÂGE-PROFONDEUR AVEC LES ÉCARTS-TYPES DES DATES CALIBRÉES DE LA PREMIÈRE CAROTTE DU LAC FLÉVY	30
FIGURE 7. A) TEMPÉRATURE MOYENNE DES ANOMALIES ENREGISTRÉES DU MOIS DE JUILLET EN AMÉRIQUE DU NORD (VIAU <i>ET AL.</i> 2006). B) TAUX D'ACCUMULATION DES DIFFÉRENTS MACRO-RESTES VÉGÉTAUX DE RÉSINEUX EN FONCTION DES ANNÉES CAL. BP RÉPERTORIÉS DANS LE LAC FLÉVY	32
FIGURE 8. TAUX D'ACCUMULATION DES ÉCAILLES DE LA TBE EN FONCTION DES ANNÉES CAL. BP DU LAC FLÉVY	34
FIGURE 9. A) PICS D'ÉCAILLES ET IDENTIFICATION DES EPE DE LA TBE EN FONCTION DES ANNÉES (CAL. BP X 1000) DU LAC FLÉVY. B) FRÉQUENCE DES EPE PAR 1000 ANS (CAL. BP X 1000) DE LA TBE EN FONCTION DES ANNÉES (CAL. BP X 1000)	36
FIGURE 10. INTERVALLES DE TEMPS ENTRE LES DIFFÉRENTS EPE DE LA TBE ENREGISTRÉS EN FONCTION DES ANNÉES CAL. BP.....	37

FIGURE 11. COURBE MOYENNE DU PROFIL CHRONOLOGIQUE AVEC LES ÉCARTS-TYPES DES DATES CALIBRÉES DE LA DEUXIÈME CAROTTE DU LAC FLÉVY.....	50
FIGURE 12. TAUX D'ACCUMULATION DES ÉCAILLES DE PAPILLONS (# /G*ANNÉE) ET DES CHARBONS DE BOIS (# /CM ² *ANNÉE) DU LAC FLÉVY EN FONCTION DES ANNÉES (CAL. BP).....	51
FIGURE 13. A) TAUX D'ACCUMULATION DES CHARBONS DE BOIS DANS LE LAC FLÉVY EN FONCTION DES ANNÉES (CAL. BP X 1000) B) GRANDEUR DES PICS DE CHARBONS DE BOIS ET IDENTIFICATION DES FEUX SELON LES ANNÉES (CAL. BP X 1000).....	53
FIGURE 14. FRÉQUENCES DES ÉPIDÉMIES DE LA TBE ET DES FEUX DE FORÊT PAR 1000 ANS EN FONCTION DES ANNÉES CAL. BP PRÈS DU LAC FLÉVY.....	55
FIGURE 15. A) INTERVALLES DE TEMPS ENTRE LES FEUX (FRI) EN FONCTION DES ANNÉES CAL. BP. B) INTERVALLES DE TEMPS ENTRE LES ÉPIDÉMIES DE LA TBE (SBORI) EN FONCTION DES ANNÉES CAL. BP.	56

LISTE DES ABRÉVIATIONS

TBE : Tordeuse des bourgeons de l'épinette

Cal. BP: Calibrated Before Present

RCF: Relative centrifugal force

EPE : Évènements où la population de la TBE est élevée

FRI: Fire Return Intervals

SBORI: Spruce Budworm Outbreaks Return Intervals

AD: Après Jesus-Christ

DÉDICACE

Je voudrais dédier ce mémoire à mon père, qui je pense, aurait été très fier de moi...

REMERCIEMENTS

Effectuer une maîtrise est une grosse étape dans la vie d'une jeune fille comme moi. Je voudrais remercier tout d'abord mon directeur de recherche, Hubert Morin, qui a su me faire confiance pour réussir ce nouveau défi. D'écouter mes problèmes, me calmer avec toutes mes inquiétudes, merci beaucoup. Tout ça ne serait pas possible sans mon complice de tous les jours Lionel Navarro. Les heures interminables que nous avons passées au microscope ne seraient pas les mêmes si tu n'avais pas été là. Les petites pauses au Babyfoot pour oublier tous nos soucis me faisaient grand bien. Je n'aurais certainement pas réussi si tu n'avais pas été là. Je voudrais aussi remercier Noémie Blanchette-Henry qui nous a aidés à compter les écailles. La technique d'extraction ne serait pas aussi perfectionner si notre technicienne de laboratoire préférée, Claire Fournier n'aurait pas été là. Merci pour toutes les solutions sucrées préparées et pour l'accès au laboratoire de biologie.

Toutes les personnes dans le laboratoire ont été d'une aide précieuse pour le soutien et pour la bonne humeur. Au laboratoire cellulaire, Mireille Boulianne et Valérie Néron étaient là chaque jour pour me remonter le moral et m'encourager. Tous les autres du laboratoire, Florence Bouchard-Jean, Émilie Dussault-Chouinard, Cassy Berguet, Émy Tremblay, Maxence Martin, Valentina Butto et Carlos Eduardo Paixão pour les belles conversations à la table et nos belles soirées plein de bières.

Je voudrais également remercier Aurélie Genries qui a effectué les analyses de charbons et de macro-restes végétaux grâce à une subvention du FRQNT équipe Morin-Bergeron-Ali. Ces résultats ont été grandement nécessaires à l'écriture de ce mémoire.

Pour finir, je veux remercier ma famille qui m'a supporté pendant ces deux années. Cela n'a pas été toujours facile et les encouragements m'ont beaucoup aidée.

INTRODUCTION

La forêt boréale couvre une grande partie du territoire québécois et elle est très importante pour l'économie du Québec grâce à l'exploitation forestière. Cette forêt est régie par plusieurs perturbations naturelles récurrentes pouvant changer la dynamique des peuplements forestiers. En effet, ces perturbations peuvent changer la composition et la structure d'âge du peuplement, la composition chimique du sol, la succession ainsi que le cycle du carbone (McCullough *et al.* 1998; Morin 1998; Gray 2008). Les perturbations naturelles les plus importantes affectant les forêts de l'Est de l'Amérique du Nord sont les feux, les épidémies d'insectes et les chablis.

L'insecte causant le plus de dommages aux forêts québécoises est la tordeuse des bourgeons de l'épinette [TBE, *Choristoneura fumiferana* (Clem.)]. En stade larvaire, ce phytophage défoliateur s'attaque surtout aux peuplements matures de sapins baumiers (*Abies balsamea* (L.) Mill.) mais aussi à l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench.) Voss), l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) (Regniere et Nealis 2007; RNC 2015). Les larves consomment une grande quantité d'aiguilles de ces arbres hôtes entraînant une réduction importante de leur croissance et leur mort si la défoliation s'effectue sur plusieurs années (Fleming *et al.* 2002; Jardon *et al.* 2003). Toutefois, elles peuvent empêcher la persistance d'un vieux peuplement pour laisser place à la régénération préétablie (Blais 1983). Ce remplacement des vieux peuplements par des jeunes permet une meilleure accumulation du carbone atmosphérique (Gray 2008).

Les populations de cet insecte croissent selon un cycle épidémique atteignant son point culminant approximativement à tous les 30 à 40 ans infestant plusieurs millions d'hectares de forêt (Morin 1998; RNC 2015). Une épidémie peut persister de

5 à 10 ans dépendamment de la région. La densité de la population augmente de façon importante pendant ces années en raison du taux élevé de survie des larves (Royama 1984; Gray *et al.* 2000; Williams et Liebhold 2000). La défoliation devient généralement très sévère pendant 4 ans et la population de l'insecte diminue graduellement pendant les années qui suivent jusqu'à l'épuisement des ressources et la prolifération de leurs prédateurs naturels (Royama 1984; Regniere *et al.* 1989). Entre ces périodes épidémiques, la TBE est beaucoup moins présente et ne cause pas de défoliation préoccupante (Gray *et al.* 2000).

L'absence de parasites s'attaquant aux différents stades larvaires ainsi que la présence d'une grande concentration d'espèces hôtes matures peuvent expliquer les augmentations de population et l'expansion de la TBE lors des épidémies (Royama 1984; Bouchard et Auger 2013). Aussi, les conditions climatiques comme la température, les précipitations et le vent peuvent influencer la dispersion, la reproduction et la survie de la TBE (Lysyk 1989; Dale *et al.* 2001). En fait, l'initiation des épidémies serait associée à des étés chauds consécutifs, favorisant le développement et la survie des larves (Gray 2008). De plus, les paramètres climatiques peuvent limiter la propagation des défoliations sévères au Nord du Québec (Regniere *et al.* 2012). Les zones nordiques sont composées majoritairement d'épinettes noires et comparativement aux sapins baumiers, l'éclosion des bourgeons de cette espèce s'effectue deux semaines après l'émergence de la larve. Ce manque de synchronisme entraîne une mortalité importante dans la population de l'insecte (Volney et Fleming 2000; Nealis et Regniere 2004). De plus, les régions plus au Nord sont caractérisées par des étés courts et frais empêchant l'insecte de compléter son cycle vital (Pureswaran *et al.* 2015). Toutefois, une augmentation de l'impact des épidémies a été observée au

Québec, surtout dans la région de la Côte Nord où on retrouve 70 % des zones défoliées en 2013 (RNC 2013). Selon Blais (1983), l'augmentation de l'impact des épidémies serait causée par les coupes forestières et le contrôle des feux. Ces interventions humaines causeraient une augmentation de la proportion de peuplements matures de sapins baumiers, l'hôte préféré de la TBE (Blais 1983; Bouchard *et al.* 2006). Le réchauffement climatique serait une autre explication de l'abondance élevée de cet insecte défoliateur dans les régions nordiques (Royama *et al.* 2005; Pureswaran *et al.* 2015). La phénologie de l'épinette noire peut changer avec ce réchauffement en débouillant plus tôt dans la saison (Pureswaran *et al.* 2015). Des études projettent que ce déplacement de l'insecte aura des impacts négatifs tel qu'une baisse de la productivité et plusieurs changements dans l'écologie de la forêt nordique (Jepsen *et al.* 2013; Pureswaran *et al.* 2015).

Le feu de forêt est une autre perturbation naturelle majeure des forêts de l'Amérique du Nord et aussi dans plusieurs forêts du monde (Bergeron *et al.* 1995; Carcaillet *et al.* 2001). Les feux peuvent brûler plusieurs milliers d'hectares de forêts représentant une grande perte économique pour l'industrie forestière du Québec (Flannigan *et al.* 2001). Plusieurs espèces ont développé des caractéristiques pour se régénérer au passage d'un feu comme les cônes sérotineux et semi-sérotineux des pins gris et des épinettes noires (Pyne *et al.* 1996). Avec la chaleur que le feu dégage, les cônes s'ouvrent pour disperser leurs graines et assurer une nouvelle génération. Ainsi, avec les caractéristiques physiologiques de ces espèces d'arbres, la fréquence des feux peut faire disparaître une espèce ou encore faciliter la croissance d'une autre, altérant la diversité des peuplements (Carcaillet *et al.* 2010; Ouarmim *et al.* 2014).

Les changements climatiques ont un effet sur les perturbations naturelles au Québec. Plusieurs auteurs prédisent que les augmentations de la température, dues aux réchauffements climatiques, augmenteront la fréquence des feux dans l'Est du Canada et augmenteront les impacts et la mortalité causée par les épidémies de la TBE amenant d'importantes conséquences sur l'environnement et l'économie forestière (Pureswaran *et al.* 2015; Boulanger *et al.* 2017; Wotton *et al.* 2017). Faire une reconstitution historique des feux et des épidémies de la TBE permettra d'évaluer les variations de la fréquence de ces perturbations dans le temps en fonction des changements du climat. Cette analyse nous servira à déterminer les effets qu'auront ces réchauffements climatiques sur la forêt boréale. L'objectif principal de cette recherche est donc de comparer les variations de la fréquence des feux et des épidémies de la TBE enregistrés pendant l'Holocène. Nous pourrions ainsi prédire la dynamique des épidémies futures à des conditions climatiques similaires de l'Holocène. Pour répondre à cet objectif principal, deux sous-objectifs ont été élaborés et séparés en deux chapitres. Le premier sous-objectif est de mettre au point une technique permettant d'utiliser un microfossile témoin du niveau de la population de la TBE. La première hypothèse liée à cet objectif serait que les écailles de papillons, constituées de chitine, seraient un bon indicateur paléoécologique pour déceler les épidémies de la TBE durant l'Holocène. La deuxième hypothèse serait que la quantité d'écailles de papillons sera représentative du niveau de la population. Cela permettra de vérifier si les écailles sont des bons indicateurs paléoécologiques pour les épidémies de la TBE. L'autre sous-objectif sera d'évaluer les interactions possibles entre les feux et les épidémies dans le passé. Cela sera possible en identifiant les feux grâce aux charbons de bois retrouvés dans les sédiments. L'hypothèse reliée à cet objectif est que lorsque les

intervalles entre les feux sont longs, la quantité de sapins baumiers augmente dans les peuplements, favorisant une hausse de la fréquence des épidémies.

CHAPITRE 1

MISE AU POINT D'UNE TECHNIQUE D'ANALYSE DE MICRORESTES DE LA TBE

La technique d'analyse a été mise au point par mon collègue Lionel Navarro au doctorat en Biologie à l'université du Québec à Chicoutimi et moi-même. Ainsi, cette méthode nous a permis la publication de l'article de Navarro *et al.* (2017) publié dans le *Canadian Journal of Forest Research*.

1.1 PROBLÉMATIQUE

La dendrochronologie est un outil important et précis pour déceler les épidémies de la TBE des derniers siècles (Morin 1998). Par contre, cette technique est limitée puisqu'il est seulement possible de remonter à environ 300 ans dans le passé, en raison de la durée de vie des arbres en forêt boréale. Des arbres récoltés dans les lacs ont permis de construire une chronologie d'environ 1500 ans avec les cernes de croissance (Arseneault *et al.* 2013). Toutefois, il serait important de remonter plus loin dans le temps afin de déceler les épidémies de la TBE et déterminer leur importance durant l'Holocène. La paléoécologie est alors un bon moyen pour répondre à ce besoin. L'analyse macro-fossile dans les sédiments permet de déceler certaines traces laissées par les insectes (Simard *et al.* 2002). La recherche de fèces ou encore de capsules céphaliques de la TBE dans les sédiments de tourbe ont déjà été utilisées par Simard *et al.* (2006). Ces deux types de macro-restes permettent de remonter assez loin dans le temps, mais ils présentent certaines limites. Les fèces de TBE sont présentes en très grande quantité dans les sédiments, mais on pense qu'elles se dégradent facilement puisqu'elles sont composées de matière organique. De plus, une grande quantité de

sédiment est nécessaire pour leur analyse et leur identification reste complexe (Simard *et al.* 2002). L'identification des capsules céphaliques des larves de la TBE est aussi difficile et elles ne sont pas présentes en grande quantité puisqu'il n'y a qu'une seule capsule par stade larvaire. Une nouvelle approche originale et innovante peut être utilisée pour faciliter l'analyse paléoécologique de la TBE, soit l'analyse des écailles de papillons présentes en très grand nombre sur leurs ailes (Navarro *et al.* 2017). La TBE est un lépidoptère, c'est-à-dire que la larve se transforme éventuellement en papillon dans son cycle biologique (MFFP 2015). Les écailles sont composées essentiellement de protéines, de pigments ainsi que de chitine, qui est présente à plus de 83% (Zhang *et al.* 2014). La chitine est un polysaccharide très résistant constituant les structures tégumentaires de nombreux organismes comme les arthropodes et les insectes (Weatherspoon *et al.* 2008). Étant formées de cette molécule, nous posons l'hypothèse que les écailles seraient très résistantes à la dégradation et pourraient être conservées à travers le temps dans les sédiments lacustres en conditions anaérobiques. Nous posons aussi l'hypothèse que les écailles seront retrouvées en plus grand nombre en périodes épidémiques qu'en périodes endémiques. L'objectif de ce chapitre est donc d'établir une méthode efficace et rapide pour extraire, isoler observer les écailles de TBE des sédiments lacustres. Ce chapitre vise à valider si l'analyse des écailles est une bonne méthode pour déceler les variations de populations de la TBE dans le passé.

1.2 MÉTHODOLOGIE

1.2.1 ÉCHANTILLONNAGE

Pour ce projet, l'échantillonnage d'une carotte de sédiment a été effectué dans le lac Flévy situé dans la réserve faunique des Laurentides au Saguenay Lac-Saint-Jean aux coordonnées géographiques suivantes : 48° 13' 5" N, 71° 12' 55" W (figure 1). Il est situé à l'interface de la sapinière à bouleaux blancs de l'Est et celle de l'Ouest au Nord de la distribution de la TBE. Ce lac a été sélectionné puisqu'il possède une petite surface de 2.33 ha et les ruisseaux entrants et sortants sont très limités, permettant un bon taux de sédimentation. De plus, plusieurs épidémies de la TBE ont été identifiées dans cette région depuis 8600 ans (Simard *et al.* 2006). La dernière épidémie majeure de TBE du 20^e siècle s'est produite en 1974 (Morin 1998). Il y a d'autres périodes où cet insecte a sévi dans cette région : 1947, 1910, 1834 et 1808 (Blais 1983; Morin 1998; Lussier *et al.* 2002).



Figure 1. Carte de l'emplacement du lac Flévy dans la région du Saguenay Lac-Saint-Jean

Plusieurs segments de sédiment ont été prélevés dans le lac à l'aide d'un carottier à piston Livingstone inséré dans les sédiments du lac. La carotte mesurant environ 5.25 m au total a été séparée en 7 segments d'environ 1 m chacun se chevauchant (figure 2). Les différents segments ont été congelés avant d'être séparés à tous les cm.

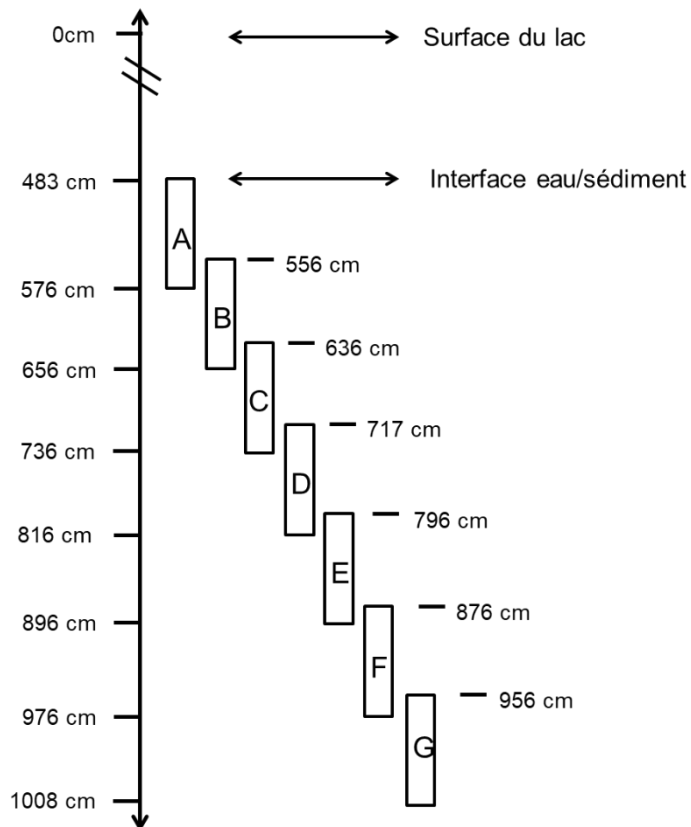


Figure 2. Profil stratigraphique des sédiments du lac Flévy

1.2.2 DATATION DES ÉCHANTILLONS AU CARBONE 14

Afin d'analyser les résultats, il est nécessaire de dater quelques échantillons au Carbone 14. Ainsi, douze échantillons de la carotte ont été prélevés à des intervalles de 50 cm pour obtenir le meilleur profil chronologique. Les sédiments ont été préparés au Centre d'Études Nordique de l'Université Laval, puis envoyés au laboratoire Keck Carbon Cycle de l'Université de Californie pour effectuer la datation au Carbone 14 à l'aide d'un accélérateur de spectrométrie de masse (AMS).

Les dates Carbone 14 que nous recevons du laboratoire d'analyse sont en âge radiocarbone conventionnel. Les dates doivent être calibrées et transformées pour obtenir des dates calibrées en années BP (Calibrated Before Present (Cal. BP)), soit leur âge avant 1950 pour chaque profondeur de la carotte (Telford *et al.* 2004; Blaauw 2010a). Pour ce faire, la base de données IntCal13 a été utilisée pour calibrer les dates Carbone 14 (Reimer *et al.* 2013). Les dates calibrées ont ensuite été mises sur une échelle de temps conventionnelle en appliquant une interpolation linéaire à l'aide du logiciel CLAM 2.2 en lien avec le logiciel R studio (Blaauw 2010b).

1.2.3 DÉFLOCULATION ET TAMISAGE

La méthodologie incluant les étapes de la défloculation, de la précipitation et de l'identification des écailles a permis la publication de l'article de Navarro *et al.* (2017) publié dans le *Canadian Journal of Forest Research*.

La défloculation des échantillons de sédiment a été nécessaire afin de séparer la matière organique dans l'échantillon et faciliter l'observation des écailles au microscope. Les études en paléoécologie prélèvent habituellement des volumes de

1 cm³ de sédiment pour l'analyse des charbons de bois ou des macrorestes végétaux (Carcaillet 2001; Ali *et al.* 2009). Toutefois, nous avons décidé de prendre une masse constante de 0,5 g pour chaque centimètre de la carotte pour nous permettre de retrouver assez d'écailles. Ainsi, 0,5 g de sédiment sec ont été prélevés et déposés dans un bécher de 250 ml où l'on ajoute 100 ml d'hydroxyde de potassium 10 % (Frey 1986). Ce bécher a été mis sur une plaque chauffante pendant 30 minutes à une température gardée entre 70 et 80 degrés Celsius avec un léger brassage manuel. Si la matière organique est présente en trop grande quantité, le temps de chauffage peut aller jusqu'à une heure. Ensuite, le contenu du bécher est passé dans un tamis de 53 µm pour se débarrasser des fines particules. La matière restante est mise dans une éprouvette en plastique de 15 ml.

1.2.4 PRÉCIPITATION DES ÉCAILLES

L'architecture poreuse de la chitine dans l'écaille permettrait la flottaison de celle-ci dans une solution plus dense (Weatherspoon *et al.* 2008). Par contre, pour réussir à amasser une grande quantité d'écailles, il faut centrifuger les éprouvettes à grande vitesse pour les faire précipiter. Pour ce faire, l'échantillon défloculé et tamisé a été mis dans un tube en plastique de 15 ml pour la centrifugation. Ensuite, 8 ml de solution sucrée ayant une densité de 1,24 g/ml est ajoutée dans le tube de centrifugation. Il est bien important de mélanger le contenu du tube au vortex pour détacher les écailles des sédiments avant chaque centrifugation. Une première centrifugation a été effectuée à 500 RCF pendant 10 minutes pour faciliter la migration des écailles dans la colonne de solution sucrée. La colonne est ensuite récupérée et placée dans un tube de centrifugation en plastique de 50 ml. Deux

autres centrifugations à 500 RCF avec la solution sucrée sont effectuées et les colonnes sont prélevées à chaque fois pour récupérer le plus d'écailles possibles dans l'échantillon. Dans le tube de plastique de 50 ml, de l'eau est ajoutée jusqu'à 50 ml pour ainsi diminuer la densité de la solution et faciliter la précipitation des écailles. Le tube de 50 ml est ensuite centrifugé à une vitesse de 3900 RCF pendant 20 minutes, ce qui fait précipiter tous les éléments présents dans la colonne. Le surnageant est ensuite jeté et le culot est gardé dans le tube. À l'aide d'une pipette pasteur, on récupère le culot et on le met sur des lames de microscope. Ces lames sont observées systématiquement au microscope à un grossissement de 10X et les écailles sont dénombrées et prises en photo pour chaque échantillon.

1.2.5 IDENTIFICATION DES ÉCAILLES

La classification des écailles est nécessaire pour s'assurer que la majorité des écailles dénombrées dans le sédiment proviennent bien de la TBE. Pour ce faire, une analyse morphométrique des écailles a été effectuée. Les écailles de trois espèces de lépidoptère défoliateur causant des épidémies majeures dans la forêt boréale de l'Est de l'Amérique de Nord ont été analysées : celles de la livrée des forêts (*Malacosoma disstria*), de l'arpenteuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria*), ainsi que celles de la tordeuse des bourgeons d'épinettes (*Choristoneura fumiferana*). Pour chaque espèce, les ailes antérieures et postérieures ont été prélevées sur 4 mâles et 4 femelles de papillons. À l'aide de pinces et de pinceaux, les écailles ont été prélevées des ailes pour être ensuite déposées sur des lames de microscope. Pour assurer une sélection aléatoire et systématique, une grille de 10x10 a été utilisée sous le microscope et la première écaille rencontrée dans

chaque cellule de la grille était sélectionnée. Un total de 2400 écailles ont été analysées pour chaque espèce de papillons. Des descripteurs elliptiques de Fourier (DEF) ont été utilisés pour faire un classement de la forme des écailles. Les coefficients de la DEF sont calculés à partir du contour codé de chaque écaille avec le logiciel SHAPE v.1.3 utilisant 20 harmoniques. Ces coefficients ont été normalisés pour être invariables par rapport à la taille, à la rotation et à la position. Cette procédure a généré une grande quantité de coefficients pour chaque écaille qui ont été condensés en effectuant une analyse de composantes principales. Six paramètres principaux comme la longueur, la largeur, l'aire et le périmètre ont été utilisés pour effectuer la caractérisation de la forme des écailles. Avec le logiciel Image J, la circularité et le nombre de pointes ont aussi été mesurés. Tous ces paramètres de forme ont été utilisés pour effectuer une analyse discriminante. Il a été possible de classer correctement les écailles de la tordeuse des bourgeons d'épinette à 68 %, celles de l'arpenteuse de la pruche à 79% et celles de la livrée des forêts à 62% (figure 3)

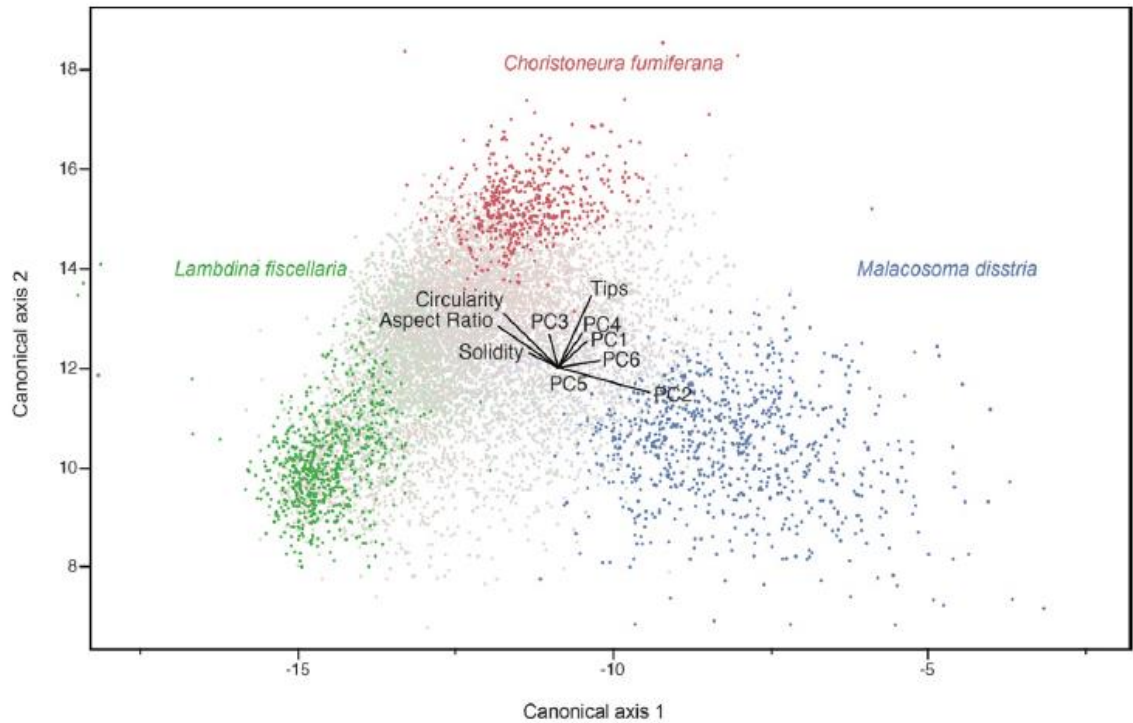


Figure 3. Analyse discriminante classant les trois espèces de papillons ravageurs selon les paramètres de forme de leurs écailles (Navarro et al. 2017)

Les écailles classées correctement avec une probabilité $> 0,8$ ont été utilisées pour créer 10 morphotypes pour chaque espèce en utilisant une analyse de cluster K-moyen (figure 4). Dix morphotypes ont également été créés avec les écailles les plus communes ne pouvant être classées avec une probabilité $< 0,5$.

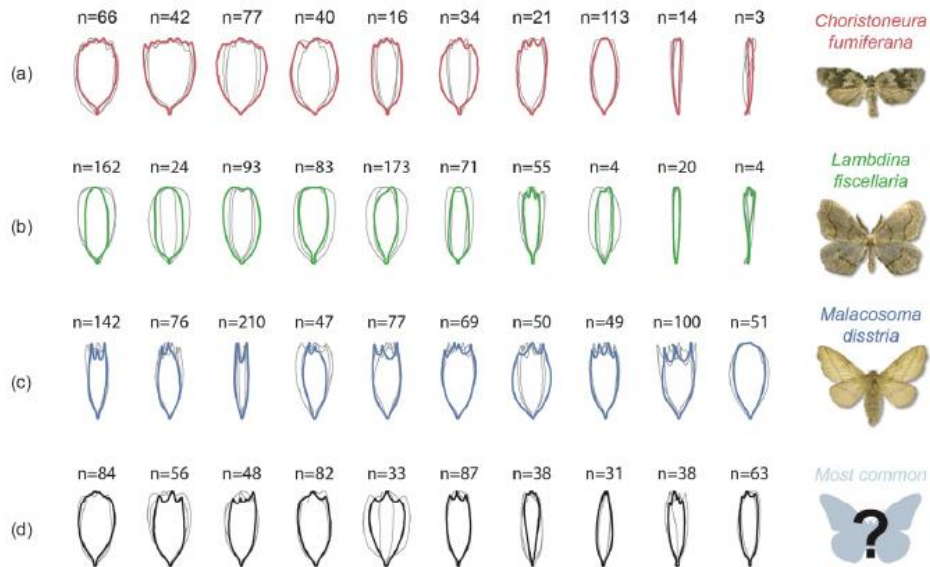


Figure 4. Morphotypes des écailles des trois espèces de papillons ravageurs suite à l'analyse discriminante des différents paramètres de forme (Navarro *et al.* 2017).

On observe certaines caractéristiques spécifiques pour chaque espèce de papillons. Les écailles de la livrée des forêts possèdent des pointes avec de profondes insertions. Pour ce qui est des écailles de la TBE, elles possèdent une forme circulaire ainsi que plusieurs petites pointes. Les écailles de l'arpenteuse de la pruche, quant à elles, sont plutôt caractérisées par l'absence de pointes.

Pour montrer que les écailles retrouvées dans les sédiments proviennent majoritairement de la TBE, les photos des écailles aperçues dans trois pics importants des taux d'accumulation des écailles ont été analysées. Les écailles ont alors été classées selon les différents morphotypes de forme des différentes espèces de lépidoptères (figure 4).

1.2.6 ANALYSE DES ÉCAILLES DE TBE

Cette analyse se fera avec le logiciel Charanalysis (Higuera 2009), conçu pour effectuer l'analyse des charbons de bois retrouvés dans les sédiments. Ce logiciel est utilisé pour reconstruire l'historique des feux locaux avec les pics d'accumulation de charbons (Gavin 2008; Higuera 2009). Aucune méthode d'analyse des écailles n'existe actuellement, on propose donc que les méthodes d'analyse des charbons sont applicables aux écailles puisque leur accumulation dans les sédiments se ferait de façon similaire à celle des charbons.

L'analyse s'est effectuée avec le taux d'accumulation des écailles c'est-à-dire le nombre d'écailles par centimètre carré par année. Le logiciel permet de séparer la série chronologique des écailles en deux composantes, les faibles variations du signal de fond ainsi que les pics d'accumulation (Higuera 2009). Les grands taux d'accumulation montrent des pics d'abondance, ce qui représente généralement le dépôt primaire. Ensuite, il y a le bruit de fond, c'est-à-dire les faibles accumulations d'écailles (Gavin *et al.* 2006). Ceux-ci sont normalement associés au dépôt secondaire, donc à des procédés taphonomiques qui ont retardé leur dépôt (Millsaugh et Whitlock 1995; Oris *et al.* 2014a). Les composantes du bruit de fond peuvent varier spatialement en raison de différents facteurs comme la topographie ou encore les caractéristiques du lac (Millsaugh et Whitlock 1995). Pour déterminer le signal de fond ($TBE_{background}$), il faut modéliser les tendances à basses fréquences dans l'enregistrement. Le logiciel permet de choisir un type de lissage afin de bien définir la distribution de ce signal (figure 5) (Higuera 2009).

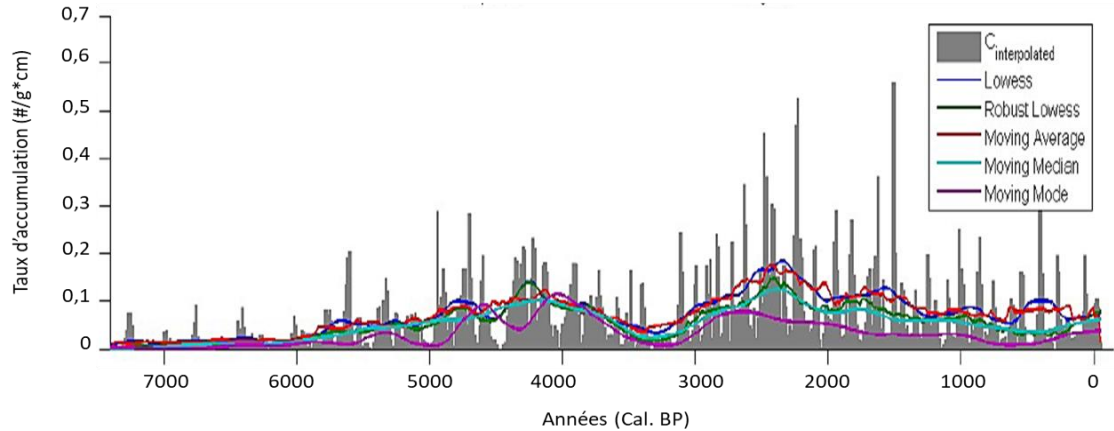


Figure 5. Exemple d'une série chronologique d'accumulation d'écaillés démontrant les différents types de lissage pouvant être utilisés (Higuera 2009)

Pour définir les feux avec les pics d'accumulation des charbons, il faut tout d'abord enlever la distribution du signal de fond ($TBE_{background}$) pour ensuite définir la distribution des pics d'accumulation (TBE_{peak}). Cette distribution est normalement constituée de deux composantes, la TBE_{noise} qui se compose des variations distribuées autour du signal de fond ainsi que la $TBE_{outbreak}$ qui sont les taux d'accumulation qui ressortent de la composante TBE_{noise} . Pour identifier les pics significatifs, c'est-à-dire les événements de feux enregistrés, il faut déterminer une valeur seuil en effectuant un modèle mixte Gaussien. Le modèle suppose que chaque distribution de TBE_{peak} est un mélange de deux distributions (TBE_{noise} et $TBE_{outbreak}$) et identifie ainsi la moyenne et la variance de chacun. Chaque pic est ensuite analysé en identifiant les taux d'accumulation pré-épidémie et post-épidémie, c'est-à-dire le taux le plus petit avant le pic et le plus grand taux après le pic et déterminer s'ils sont de la même distribution de poisson (Gavin 2008; Higuera *et al.* 2010). Les pics significatifs ($TBE_{outbreak}$) sont identifiés comme étant des événements où les populations de la TBE étaient élevées (EPE).

Les pics des taux d'accumulation d'écailles obtenus représentent des évènements où les populations de la TBE étaient élevées (EPE). Plusieurs autres résultats seront obtenus à l'aide de ce logiciel, dont la fréquence des évènements étant le nombre d'évènements se produisant par unité de temps dans le secteur (Higuera *et al.* 2010). Le nombre total de EPE dans une période de 1000 ans sont additionnés et la série est ensuite lissée avec un "Lowess Smoother" (Higuera 2009). Les intervalles de temps entre les évènements sont aussi calculés en déterminant le nombre d'années entre les pics significatifs correspondant aux EPE enregistrés.

1.3 RÉSULTATS

1.3.1 PROFIL CHRONOLOGIQUE DE LA PREMIÈRE CAROTTE DU LAC FLÉVY

Les dates Carbone 14 des douze échantillons de la première carotte ont été reçues en âge radiocarbone conventionnel et ont été calibrées et transformées (Tableau 1). Les dates sont présentées selon la profondeur des échantillons analysés avec leur erreur type, l'intervalle des âges calibrés et la moyenne de cet intervalle.

Tableau 1. Dates Radiocarbones conventionnelles et dates ^{14}C calibrées des échantillons de sédiment de la première carotte du lac Flévy

Nom de l'échantillon	Profondeur (cm)	Matière datée	Âge ^{14}C (BP)	Erreur \pm	Intervalle des âges calibrés 2σ (Années Cal. BP)	Moyenne (Années Cal. BP)
ULA-7075	552-553	Matière organique	1135	20	969-1081	1024
ULA-7076	576-577	Matière organique	1810	20	1699-1818	1753
ULA-7077	607-608	Matière organique	2360	20	2341-2433	2356
ULA-7078	643-644	Matière organique	2760	15	2791-2882	2851
ULA-7079	684-685	Matière organique	3030	15	3173-3253	3225
ULA-7080	726-727	Matière organique	3265	15	3451-3513	3486
ULA-7081	783-784	Matière organique	4140	15	4581-4725	4683
ULA-7091	871-872	Matière organique	4850	15	5585-5605	5595
ULA-7092	923-924	Matière organique	6505	15	7416-7459	7428
ULA-7093	956-957	Matière organique	7800	15	8547-8600	8579
ULA-7096	999-1000	Matière organique	8880	20	9981-10156	10037

Le modèle âge-profondeur de la première carotte du lac Flévy suite à la datation ^{14}C est illustré dans la figure 6. La courbe a été réalisée grâce aux valeurs moyennes des dates calibrées du tableau 1 en effectuant une interpolation linéaire. Les lignes bleues dans la courbe représentent les écarts-types à chaque profondeur analysée.

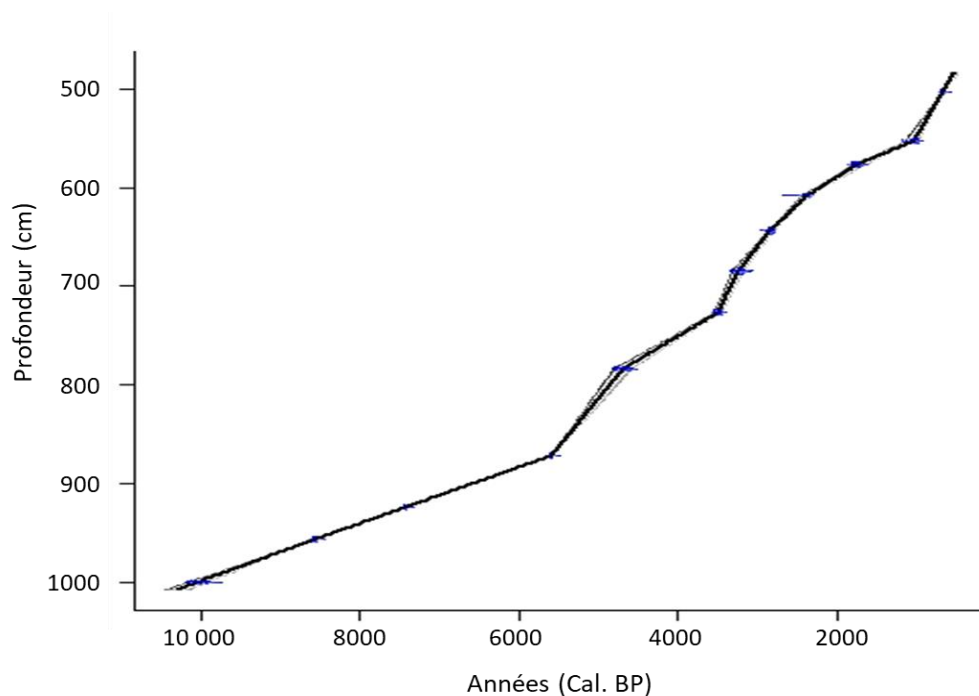


Figure 6. Modèle âge-profondeur avec les écarts-types des dates calibrées de la première carotte du lac Flévy

1.3.2 HISTORIQUE DES TEMPÉRATURES EN JUILLET EN AMÉRIQUE DU NORD ET TAUX D'ACCUMULATION DES MACRO-RESTES DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE RÉSINEUX DU LAC FLÉVY

Les températures moyennes des anomalies enregistrées au mois de juillet en fonction des années Cal. BP sont présentées dans la figure 7A. Viau *et al.* (2006) ont utilisé plus de 700 séries temporelles de pollens datés au radiocarbone provenant du North American Pollen Database (NAPD), mettant en évidence les différentes périodes de réchauffement de l'Holocène en Amérique du Nord. Pendant l'Holocène moyen, à partir de 6000 ans Cal. BP, une augmentation rapide de la

température a été enregistrée pour atteindre graduellement un maximum à 3000 ans Cal. BP (Viau *et al.* 2006). Les périodes les plus froides se sont produites entre 8000 et 6000 ans Cal. BP et de 3000 ans Cal. BP jusqu'aux années plus récentes (Viau *et al.* 2006).

Les données des macro-restes végétaux proviennent des analyses effectuées par Aurélie Genries, ancienne étudiante post-doctorante de l'Université du Québec à Montréal.

Les taux d'accumulation des macro-restes ($\#/g \cdot \text{année}$) des principaux résineux en forêt boréale sont présentés en fonction des années Cal. BP dans la figure 7B. Des pics plus élevés des taux d'accumulation des macro-restes de l'épinette noire (*Picea mariana*) se situent majoritairement entre 2800 ans Cal. BP et les années plus récentes pour devenir moins importants pendant la période de l'Holocène moyen entre 3000 et 6000 ans Cal. BP. De plus, plusieurs pics d'accumulation sont présents entre 6000 et 7000 ans Cal. BP, tout comme le sapin baumier (*Abies balsamea*) et le mélèze (*Larix laricina*). Les taux d'accumulation des macro-restes du sapin baumier sont toujours constants tout au long du profil chronologique, toutefois 2 pics élevés sont présents aux années 3600 et 5700 Cal. BP. Les macro-restes des pins gris (*Pinus banksiana*) sont assez rares, mais certains pics d'accumulation se situent à différente période de l'Holocène. La majorité des macro-restes du pin blanc (*Pinus strobus*), sont présents pendant l'Holocène moyen entre 3000 et 6000 ans Cal. BP.

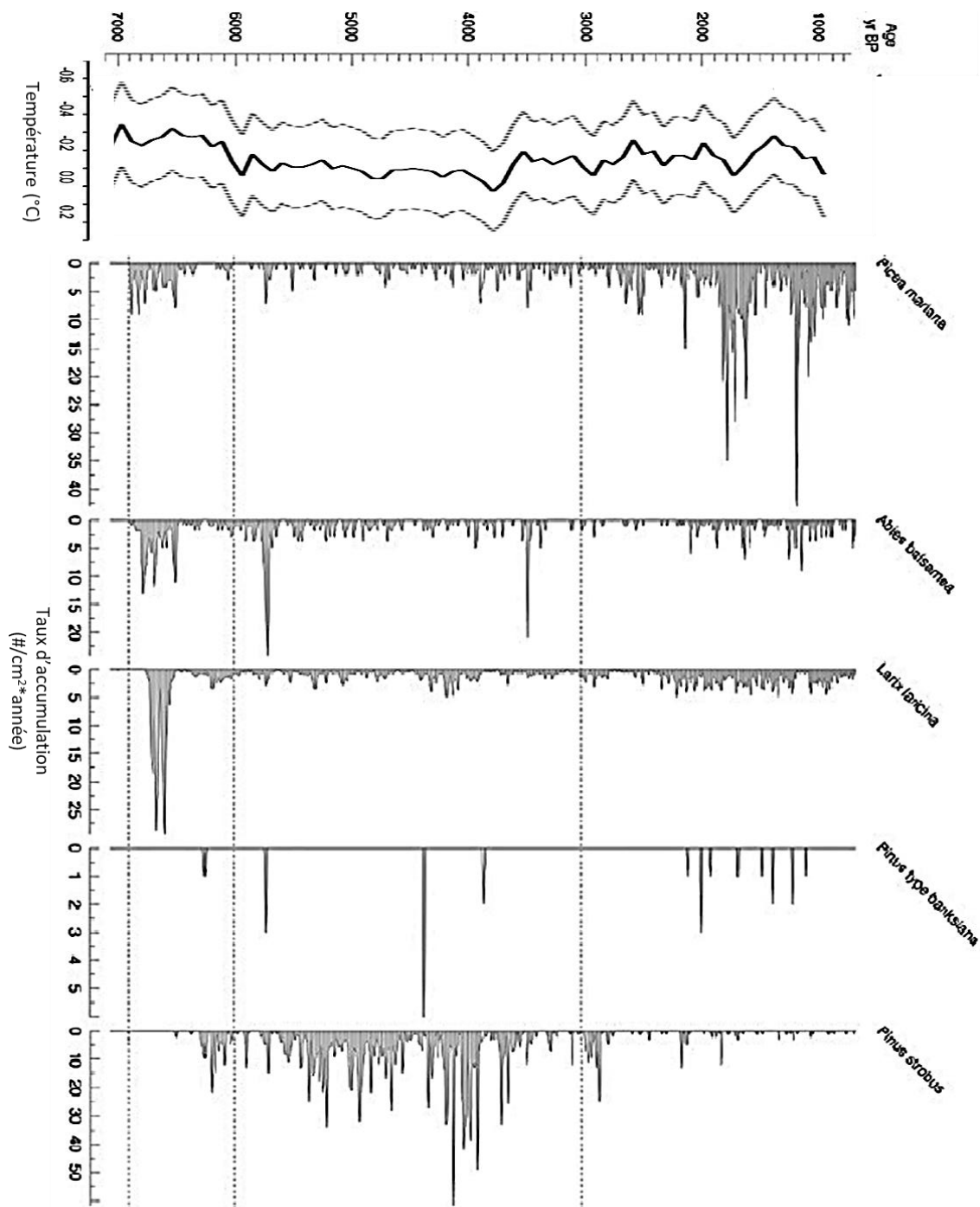


Figure 7. A) Température moyenne des anomalies enregistrées du mois de juillet en Amérique du Nord (Viau *et al.* 2006). B) Taux d'accumulation des différents macrorestes végétaux de résineux en fonction des années Cal. BP répertoriés dans le lac Flévy

1.3.3 TAUX D'ACCUMULATION DES ÉCAILLES DE LA TBE

Le taux d'accumulation des écailles de la première carotte est présenté en fonction des années (Cal. BP) (figure 8). Le taux d'accumulation est assez faible entre 10000 et 5500 ans (Cal. BP). Par contre, certains pics sont observables dans cet intervalle à 7240 ans (Cal. BP) et à 6630 ans (Cal. BP) avec des valeurs respectives de 12.5 écailles par g*année et 8.7 écailles par g*année. Après cet intervalle, à partir d'environ 5000 ans Cal. BP, les taux d'accumulation augmentent et les pics les plus importants s'y retrouvent. Ceux-ci sont observables à 4700 ans (Cal. BP) et 3490 ans (Cal. BP) avec des valeurs respectives de 48 écailles par g*année et 53 écailles par g*année. Plusieurs autres pics importants sont observés jusqu'aux années plus récentes.

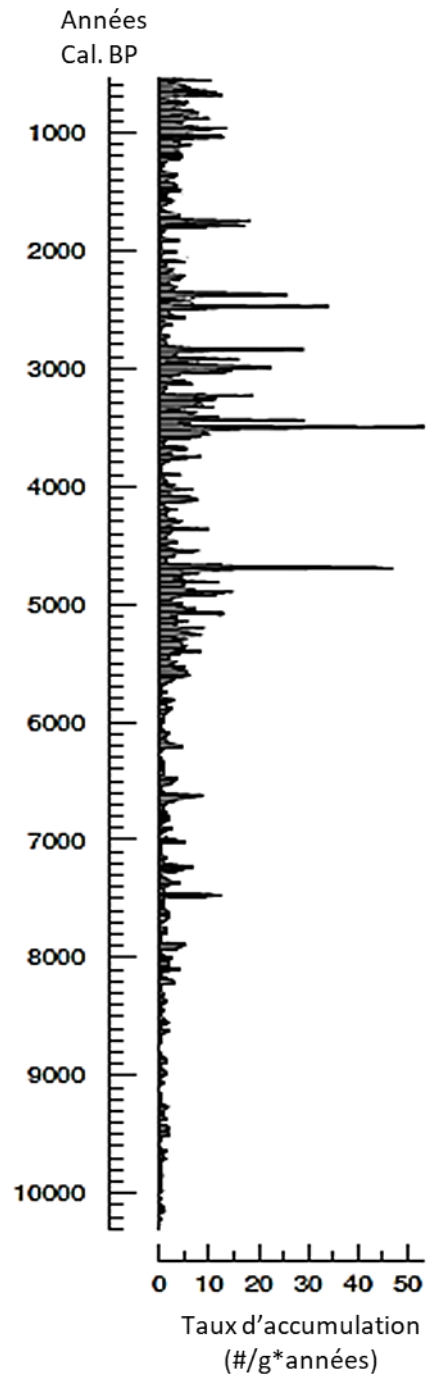


Figure 8. Taux d'accumulation des écailles de la TBE en fonction des années Cal. BP du lac Flévy

1.3.4 ÉVÈNEMENTS OÙ LES POPULATIONS DE LA TBE SONT ÉLEVÉES (EPE) ET FRÉQUENCE DE CES ÉVÈNEMENTS

Suite à l'analyse des données concernant les écailles de papillons de TBE avec le logiciel Charanalysis, la valeur seuil a permis de déceler les pics d'accumulation représentés par des bandes bleues dans la figure 9A. Les croix rouges quant à elles, représentent les EPE de la TBE identifiés. Au total, 63 EPE de la TBE ont été identifiés suite à cette analyse.

La fréquence des EPE de la TBE par 1000 ans Cal. BP en fonction des années est illustrée dans la figure 9B. Il y a certaines périodes où la fréquence de ces EPE est beaucoup plus élevée. Les plus hautes fréquences sont observables entre 5500 et 4600 années Cal. BP, 2500 et 2100 années Cal. BP avec des valeurs respectives de 9.5 et de 8 EPE par 1000 ans. À partir de 750 ans Cal. BP, il y a une grande augmentation de la fréquence avec une valeur s'élevant à 12 EPE de la TBE par 1000 ans. Sinon entre les années 10500 et 6000 ans Cal. BP, la valeur moyenne de la fréquence EPE de la TBE est près de 5.

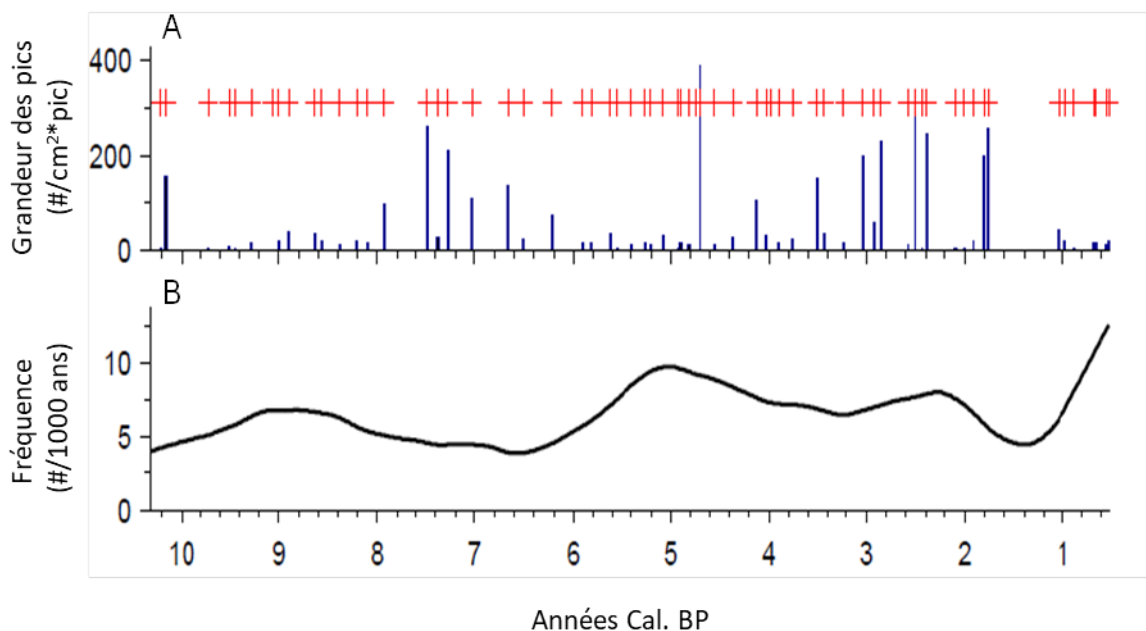


Figure 9. A) Pics d'écaillés et identification des EPE de la TBE en fonction des années (Cal. BP x 1000) du lac Flévy. B) Fréquence des EPE par 1000 ans (Cal. BP x 1000) de la TBE en fonction des années (Cal. BP x 1000)

1.3.5 INTERVALLES DE TEMPS ENTRE LES EPE

Les intervalles de temps entre les différents EPE de la TBE enregistrés en fonction des années Cal. BP seront appelés "Spruce Budworm Outbreak Return Intervals" (SBORI)(Figure 10). Ces résultats sont normalement utilisés pour identifier les intervalles entre les feux (Fire Return Intervals, FRI). La moyenne totale des intervalles de temps entre les épidémies est de 154 ans. Pendant certaines périodes, les intervalles de temps sont beaucoup plus courts que d'autres. Entre 7200 et 5900 ans Cal. Bp, le SBORI est beaucoup plus long avec une moyenne de 274 ans. Les intervalles devient plus courts par la suite avec une moyenne de 85

ans. Dans les années plus récentes, à partir de 1760 ans Cal. BP, il y a des intervalles très courts de 40 et 28 ans.

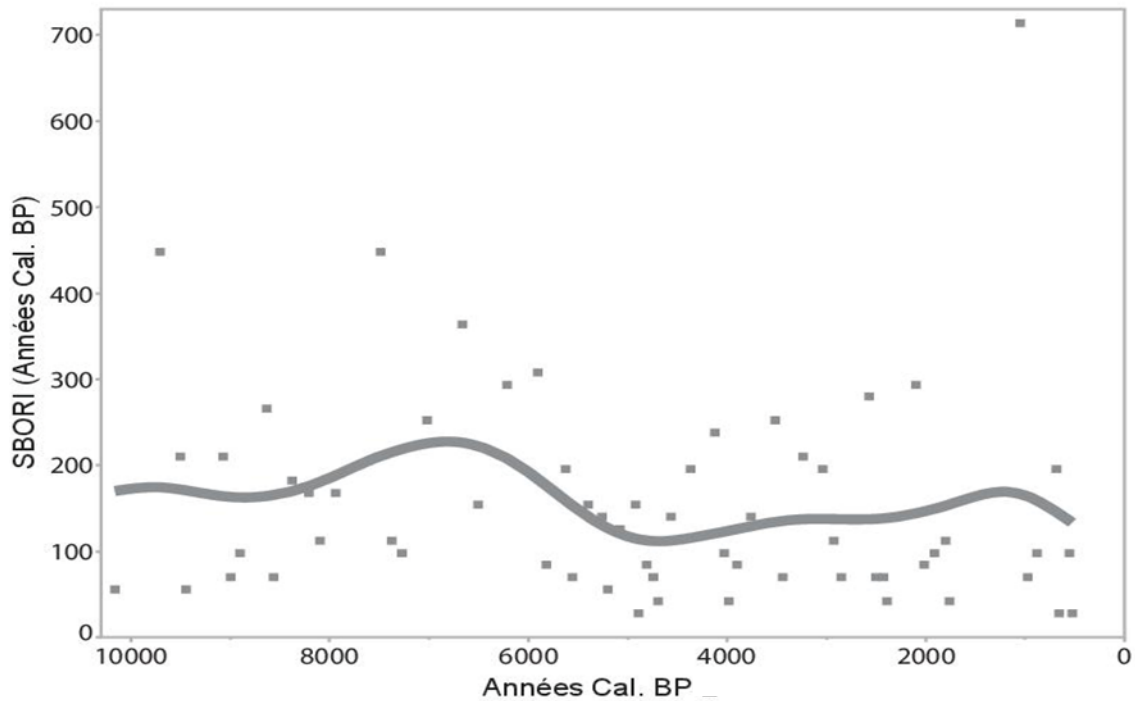


Figure 10. Intervalles de temps entre les différents EPE de la TBE enregistrés en fonction des années Cal. BP

1.3.6 CLASSEMENT DES ÉCAILLES

Le total des écailles dénombrées par espèce, soit la TBE, l'arpenteuse de la pruche (ARP) et la livrée des forêts (LDF) est présenté dans le tableau 2. La catégorie "Autres" représente les écailles ayant une forme commune à toutes les espèces ou encore celles qui ne sont pas identifiables car elles étaient pliées ou

encore cassées. Les écailles ont été classées pour les années 1947, 3198 et 3924 Cal. BP correspondant aux années où la concentration des écailles était la plus élevée. Elles ont été différenciées selon les différents morphotypes présentés à la figure 4. La majorité des écailles de ces trois années ont été classées dans la catégorie "Autres" avec des pourcentages de 72%, 74% et 77%. Pour l'année 3924 Cal. BP, le pourcentage d'écailles de TBE est le plus élevé avec un nombre cinq fois plus élevé que celui de l'arpenteuse de la pruche. En ce qui concerne l'année 1947 Cal. BP, le pourcentage d'écailles de TBE est aussi le plus grand avec une valeur presque 4 fois plus élevée que celle de la livrée des forêts. Les pourcentages de l'année 3198 Cal. BP se rapprochent davantage. La TBE a toutefois le pourcentage le plus élevée comparativement aux autres espèces.

Tableau 2. Pourcentage des classements des écailles pour les années 1947, 3198 et 3924 Cal. BP pour trois espèces de papillon soit la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE), l'arpenteuse de la pruche (ARP) et la livrée des forêts (LDF)

Années (Cal. BP)	1947		3198		3924	
Espèces	Total d'écailles	(%)	Total d'écailles	(%)	Total d'écailles	(%)
TBE	39	15.85	67	13,21	128	22,57
ARP	7	2.85	40	7,89	25	4,41
LDF	10	4.07	24	4,73	7	1,23
Autres	190	77.24	376	74,16	407	71,78

1.4 DISCUSSION

1.4.1 DISTRIBUTION DES ÉCAILLES DE LA TBE ET FRÉQUENCE DES EPE

Les écailles de papillons retrouvées dans les sédiments de lac sont des bons indicateurs de la présence de la TBE dans le secteur du lac Flévy. Les écailles se conservent très bien dans les sédiments lacustres en conditions anaérobiques puisqu'elles se retrouvent dans l'entièreté de la carotte de sédiment. De plus, elles sont facilement reconnaissables et elles se distinguent bien des autres micro-restes avec leurs stries, leurs pointes et leur pédicelle.

D'importantes variations dans les taux d'accumulation des écailles sont observées dans le profil de la carotte du lac Flévy suggérant des périodes endémiques et épidémiques de l'insecte (figure 8). On distingue des pics d'accumulation très élevés par rapport aux autres, représentant de fortes augmentations de la population de la TBE dans le secteur (figure 8A). Ces pics d'accumulation d'écailles, comme on le fait pour les feux avec les charbons, sont associés à des épidémies. La période se situant entre 5400 et 4600 ans Cal. BP, démontre des pics très élevés et une haute fréquence de ces pics par 1000 ans. Deux grands pics d'accumulation d'écailles sont observables dans cet intervalle de temps à 4688 et 4700 années Cal. BP ce qui représente des épidémies de la TBE. Les résultats de Simard *et al.* (2006) démontrent qu'il n'y a pas beaucoup de fèces de larves durant cette période. Toutefois, le milieu de l'Holocène, c'est-à-dire entre 6000 et 4000 ans Cal. BP, est caractérisé par des conditions climatiques assez chaudes au Québec (Carcaillet et Richard 2000; Viau *et al.* 2006; Oris *et al.* 2014b). Selon certaines études, plusieurs étés chauds consécutifs seraient bénéfiques au

développement de la larve de la TBE ainsi qu'à la fécondité des papillons (Hardy *et al.* 1983; Gray 2008). Aussi, les larves de la TBE peuvent réduire leur taux d'exposition aux prédateurs naturels puisque celles-ci se développent plus rapidement à des températures plus élevées (Lysyk 1989; Gray 2008). Pour ce qui est de la composition végétale pendant cette période, un pic de macro-restes de sapin baumier a été observé vers 5700 ans Cal. BP (Figure 7). De plus, selon Richard et Grondin (2009), la végétation dans cette région était constituée majoritairement de sapins baumiers et d'épinettes noires entre 6000 et 4000 ans Cal. BP. La grande présence de sapins baumiers dans le peuplement pendant cette période peut alors expliquer la fréquence élevée des épidémies.

Plusieurs autres grands pics sont observables entre 3500 et 2375 ans Cal. BP. Toutefois, la fréquence de ces pics est moins importante que la période précédente. Cet intervalle de temps coïncide avec la période néoglaciale (3000 ans Cal. BP), qui était caractérisée par des incursions de masses d'air humide subtropicales refroidissant les régions de l'Atlantique Nord (Richard et Grondin 2009; Oris *et al.* 2013). Ces conditions plus fraîches pouvaient affecter le développement de la TBE, mais aussi sa progression au Nord de sa distribution.

Une augmentation de la fréquence des épidémies de la TBE a été identifiée vers les années plus récentes c'est-à-dire à partir d'environ 850 ans Cal. BP. Cette augmentation de la fréquence coïncide avec la période médiévale chaude qui s'est déroulé entre 800 et 1300 ans AD. Cette période est caractérisée par des conditions chaudes favorables à la TBE. Plusieurs épidémies ont été enregistrées pendant cette période dans d'autres régions du Québec. Dans la région de Charlevoix, beaucoup de capsules céphaliques et de fèces ont été dénombrés après 1380 ans

AD (Jasinski et Payette 2005). Ils ont aussi retrouvé une grande quantité de capsules céphaliques à partir de 1200 ans AD à l'île d'Anticosti (Lavoie *et al.* 2009). Les auteurs de cette même étude affirment que cette période chaude serait en cause dans l'occurrence de ces épidémies de la TBE sur de grands territoires en augmentant la disponibilité de la nourriture pour les larves (Lavoie *et al.* 2009). Une épidémie de la TBE a également été enregistrée au Saguenay pendant ces années avec une grande quantité de capsules céphaliques (Simard *et al.* 2006). Il y a aussi une accumulation de macro-restes végétaux de sapins baumier plus élevés qu'à la normale pendant la période médiévale chaude (Figure 7). Ces deux facteurs, c'est-à-dire les conditions climatiques favorables au développement de la larve ainsi que la présence d'un peuplement d'espèces hôtes pourraient être la cause de cette augmentation de la fréquence des épidémies de la TBE près du lac Flévy.

1.4.2 INTERVALLE DE TEMPS ENTRE LES ÉPIDÉMIES DE LA TBE

Certaines valeurs du SBORI correspondent aux cycles des épidémies actuelles. À partir de 1760 ans Cal. BP, les années entre les épidémies de la TBE sont majoritairement de 28 à 42 ans. Selon certains auteurs, les cycles épidémiques des populations de cet insecte reviennent approximativement tous les 30 à 40 ans (Royama 1984; Morin 1998). Les intervalles de temps entre les épidémies plus récentes coïncident donc avec cette théorie. Ceci vient donc appuyer l'utilisation de la technique d'extraction des écailles de papillons de la TBE pour identifier les épidémies dans le passé.

Les intervalles de temps entre les épidémies de la TBE sont beaucoup plus grands entre 8000 et 7000 ans Cal. BP. La carotte de sédiment a été échantillonnée à la limite Nord de la distribution de la TBE, se situant plutôt au sud de la province

(Pureswaran *et al.* 2015). Il se peut donc que les épidémies survenues dans le cœur de la distribution ne soient pas toutes enregistrées dans la région, mais seulement celles atteignant le Nord pendant des conditions climatiques plus chaudes. D'autres paramètres, énoncés précédemment, peuvent aussi justifier ces écarts dont l'absence d'espèces hôtes causée par une plus grande fréquence des feux (chapitre 2).

1.4.3 IDENTIFICATION DES ÉCAILLES

Le classement des écailles était nécessaire pour appuyer l'hypothèse que les écailles trouvées dans les sédiments proviennent des papillons de la TBE. Le classement a été fait à l'aide de la figure 4, avec les différents morphotypes pour chaque espèce de papillons ayant des épidémies cycliques dans les forêts boréales de l'Est de l'Amérique du Nord. Les photos des écailles des trois profondeurs, où les pics sont les plus élevés, ont été observées attentivement puis classées selon l'espèce. La majorité des écailles ont été réparties dans la catégorie "Autres", puisqu'elles étaient cassées ou pliées. L'identification est impossible lorsque les écailles sont dans cet état. Aussi, les caractéristiques des écailles dans cette catégorie peuvent être communes aux trois espèces, elles ne peuvent pas être classées selon un morphotype précis. Toutefois, pour les pics aux profondeurs de 615-616 et 783-784, les pourcentages des écailles provenant de la TBE sont nettement supérieurs à ceux des autres espèces. En palynologie, lorsque certains grains de pollens ne sont pas identifiables, ils considèrent le pourcentage des pollens retrouvés de chaque espèce pour classer ceux qui ne sont pas identifiés (Bradbury et Dean 1993). Donc, en 1947 ans Cal. BP, 70 % des écailles proviennent de la TBE selon les différentes espèces de papillons. Nous pouvons donc déterminer que 70% des écailles des 190 inconnus proviendraient de la TBE, donc

133 écailles. Ceci appuie alors l'hypothèse selon laquelle les pics d'accumulation des écailles représentent des épidémies de la TBE. De plus, la TBE est le seul insecte atteignant des populations très élevées dans de vastes territoires de la forêt boréale ce qui appuie également cette hypothèse.

CHAPITRE 2

RELATION ENTRE LES FEUX ET LES ÉPIDÉMIES DE LA TBE

Pour ce chapitre, les données des charbons de bois et des macro-restes végétaux proviennent des analyses effectuées par Aurélie Genries, ancienne étudiante post-doctorante de l'Université du Québec à Montréal. Ces données de charbons ont été comparées aux écailles que Lionel Navarro et moi-même avons contées afin de déterminer une relation entre les deux perturbations. L'analyse des interactions entre les feux de forêts et les épidémies permettra la publication de l'article Navarro et *al.* (2018) publié dans la revue scientifique *Plos One*.

2.1 PROBLÉMATIQUE

Une reconstitution historique des feux de forêt locaux peut être réalisée à l'aide de quelques méthodes. La première consiste à recenser les feux grâce à la dendrochronologie, c'est-à-dire en observant les cicatrices dans les cernes de croissance dans la tige des arbres (Whitlock et Millspaugh 1996). Le problème avec cette technique est qu'il est impossible de remonter très loin dans le temps en raison de la durée de vie des arbres. Par contre, on peut faire un historique des feux à l'aide de la paléoécologie. L'identification des feux survenus antérieurement est possible en dénombrant le nombre de charbons présents dans les sédiments. Plus la quantité de charbons est élevée, plus le feu est sévère étant donné la grande quantité de végétation qui a brûlée (Higuera *et al.* 2005). Un autre avantage avec les charbons est qu'ils peuvent résister à la décomposition physique et chimique dans le sédiment tout en conservant la structure végétale d'origine (Braadbaart et Poole 2008). Ils peuvent donner de nombreuses informations sur la fréquence des feux, l'importance de ceux-ci ainsi que la biomasse brûlée dans différentes échelles

spatio-temporelles (Blarquez *et al.* 2015). Ces reconstructions paléoécologiques des feux de forêts permettront de prédire les changements de leur activité en réponse aux changements climatiques, mais aussi aux changements de la végétation (Prentice *et al.* 1991; Carcaillet 2001; Brossier *et al.* 2014). Dans les forêts de l'Est de l'Amérique du Nord, l'activité des feux a beaucoup changé durant l'Holocène, due aux nombreuses variations du climat (Ali *et al.* 2008). La fréquence des feux est influencée par plusieurs paramètres climatiques comme la température, l'humidité relative, la vitesse du vent et les précipitations (Flannigan *et al.* 2001). Au Québec, l'Holocène moyen, entre 7000 et 3000 ans Cal. BP, était caractérisé par des été chauds et humides avec une faible activité des feux (Carcaillet et Richard 2000; Viau *et al.* 2006). Après ce réchauffement, la fréquence des feux a augmenté graduellement jusqu'à la fin de l'Holocène (Carcaillet et Richard 2000; Hausmann *et al.* 2011).

On peut observer des interactions entre la fréquence des feux, les changements climatiques ainsi que la dynamique de la végétation de différents peuplements (Ali *et al.* 2009). Des fluctuations dans la fréquence des feux peuvent transformer de nombreux peuplements de la forêt boréale en changeant la composition végétale (Bergeron *et al.* 2001; Carcaillet *et al.* 2001; Ali *et al.* 2008). Lors des périodes caractérisées par une activité très élevée de feux, les communautés ont tendance à être dominées par des espèces adaptées aux feux, comme le pin gris ou certaines espèces de feuillus comme le bouleau et le peuplier (Ali *et al.* 2008). Une grande abondance de sapins baumiers dans un peuplement est, au contraire, caractérisée par une occurrence des feux beaucoup moins élevée (Lesieur *et al.* 2002; Bouchard *et al.* 2006). La proportion de sapins baumier augmente graduellement dans le peuplement dans une période de 150 à 200 ans

après un feu (Bergeron et Leduc 1998). Ces peuplements ayant une plus grande proportion de sapins seront davantage susceptibles à la défoliation causée par la TBE (Bergeron et Leduc 1998; Bouchard et Pothier 2008). Certains auteurs ont une autre vision de cette interaction feux et épidémies. Selon McCullough *et al.* (1998) et James *et al.* (2017) la mortalité des arbres résultant des épidémies d'insectes augmenterait la quantité des combustibles au sol et amplifierait les risques d'ignition des feux localement et leur intensité.

L'interaction entre les feux et les épidémies d'insectes peut retarder ou modifier la succession de la forêt et peut avoir des conséquences significatives pour la productivité forestière et la diversité biologique à long terme (McCullough *et al.* 1998). Il faut alors évaluer la relation entre ces perturbations durant l'Holocène et ainsi évaluer les changements qu'elles causent aux peuplements. Pour ce faire, il faut faire une reconstitution historique des épidémies, mais aussi des feux à l'aide des charbons de bois retrouvés dans les sédiments du lac Flévy. Nous posons l'hypothèse qu'une fréquence moins élevée des feux augmente la quantité de sapins baumiers à long terme dans les peuplements et favorise les épidémies à prendre de l'expansion et avoir plus d'impact dans le paysage forestier. L'objectif de ce chapitre sera donc d'évaluer les interactions possibles entre les feux et les épidémies de la TBE dans le passé grâce aux écailles de papillons de la TBE et aux charbons de bois.

2.2 MÉTHODOLOGIE

2.2.1 ÉCHANTILLONNAGE

L'échantillonnage s'est effectué dans le lac Flévy, au même endroit que la carotte utilisée pour les écailles de papillons de la TBE. Les manipulations demeurent les mêmes que l'échantillonnage effectué au chapitre 1 avec le carottier Livingston au lac Flévy. Selon les analyses dendrochronologiques près du lac, le dernier feu majeur a été enregistré en 1922 (Gagnon 1989).

2.2.2 DATATION DES ÉCHANTILLONS AU CARBONE 14

Lorsque les échantillons sont asséchés après le prélèvement, dix échantillons ont été envoyés pour la datation au Carbone 14. Contrairement à la carotte utilisée pour les écailles, celle pour les charbons a été envoyée à la compagnie Beta Analytic Inc. à Miami pour effectuer la datation par accélérateur de spectrométrie de masse (AMS). Les dates Carbone 14 reçues ont été calibrées et le profil chronologique a été effectué grâce au logiciel R et au package CLAM comme dans le chapitre 1.

2.2.3 DÉFLOCULATION ET TAMISAGE

Pour la défloculation, 15 ml de métaphosphate de sodium a été ajouté dans un bécher pour 20 cm³ de sédiment. Il est nécessaire de laisser agir la solution toute la nuit pour avoir de meilleurs résultats. Ensuite, le contenu du bécher est passé dans un tamis de maille 160 µm, puis on rince doucement avec de l'eau. Pour finir, le contenu du tamis est transféré dans une boîte de Pétri quadrillée pour l'analyse au microscope à un grossissement de 60X. Le dénombrement des charbons ainsi que leur identification peuvent être effectués pour chaque centimètre de la carotte. Dans

cette étude, seulement les gros charbons ont été dénombrés représentant les feux locaux (Scott et Damblon 2010).

2.2.4 ANALYSE DES CHARBONS ET COMPARAISON AVEC LES ÉCAILLES DE LA TBE

Tout comme les écailles, le logiciel CharAnalysis est utilisé pour analyser le taux d'accumulation des charbons dans les sédiments du lac Flévy. Les différentes étapes pour l'identification des feux sont expliquées dans le chapitre 1. Ainsi, la courbe de la fréquence des feux par 1000 ans sera comparée à celle des épidémies de la TBE. Les intervalles de temps entre les feux enregistrés seront aussi calculés et comparés à ceux des épidémies de la TBE.

2.3 RÉSULTATS

2.3.1 PROFIL CHRONOLOGIQUE DE LA DEUXIÈME CAROTTE DE SÉDIMENTS DU LAC FLÉVY

Les dates Carbone 14 ont été obtenues à partir de la datation des sédiments organiques des dix échantillons de la deuxième carotte. Les dates ont été reçues en âge radiocarbone conventionnel et ont été calibrés et transformés (Tableau 3). Ces dates sont présentées selon la profondeur des échantillons analysée avec leur erreur type, l'intervalle des âges calibrés et la moyenne de cet intervalle. La dernière date radiocarbone du tableau (19 190 ans Cal. BP) n'a pas été considérée pour effectuer le profil chronologique puisque la valeur est aberrante. Cette date plus vieille serait justifiée par un vieillissement de l'échantillon en raison de la présence de nombreux carbonates.

Tableau 3. Dates radiocarbone conventionnelles et dates ^{14}C calibrées des échantillons de sédiment de la deuxième carotte du lac Flévy

Nom de l'échantillon	Profondeur (cm)	Matériel daté	Âge ^{14}C (BP)	Erreur \pm	Intervalle des âges calibrés 2σ (Années Cal. BP)	Moyenne (Années Cal. BP)
Beta - 401650	482-487	Matière organique	930	30	787-922	853
Beta - 401649	533-537.5	Matière organique	1670	30	1413-1567	1515
Beta - 401648	593-597	Matière organique	1720	30	1529-1629	1585
Beta - 401647	652.5-658	Matière organique	2250	30	2157-2265	2299
Beta - 401646	712.5-718	Matière organique	2950	30	3002-3207	3110
Beta - 401645	774-777.5	Matière organique	3550	30	3812-3923	3846
Beta - 401644	833-838	Matière organique	4190	30	4624-4763	4730
Beta - 401643	893.5-896	Matière organique	4970	30	5611-5747	5693
Beta - 401642	955-956.5	Matière organique	5510	30	6276-6353	6304
Beta - 401641	1002-1002.5	Matière organique	19190	80	22870-23427	23122

La courbe moyenne du profil chronologique de la deuxième carotte du lac Flévy illustrant la profondeur de la carotte en fonction des années Cal. BP est présentée dans la Figure 11. La courbe a été réalisée grâce aux valeurs moyennes des dates calibrées du tableau 3 en effectuant une interpolation linéaire. Les lignes bleues horizontales dans la courbe représentent les écarts-types à chaque profondeur analysée.

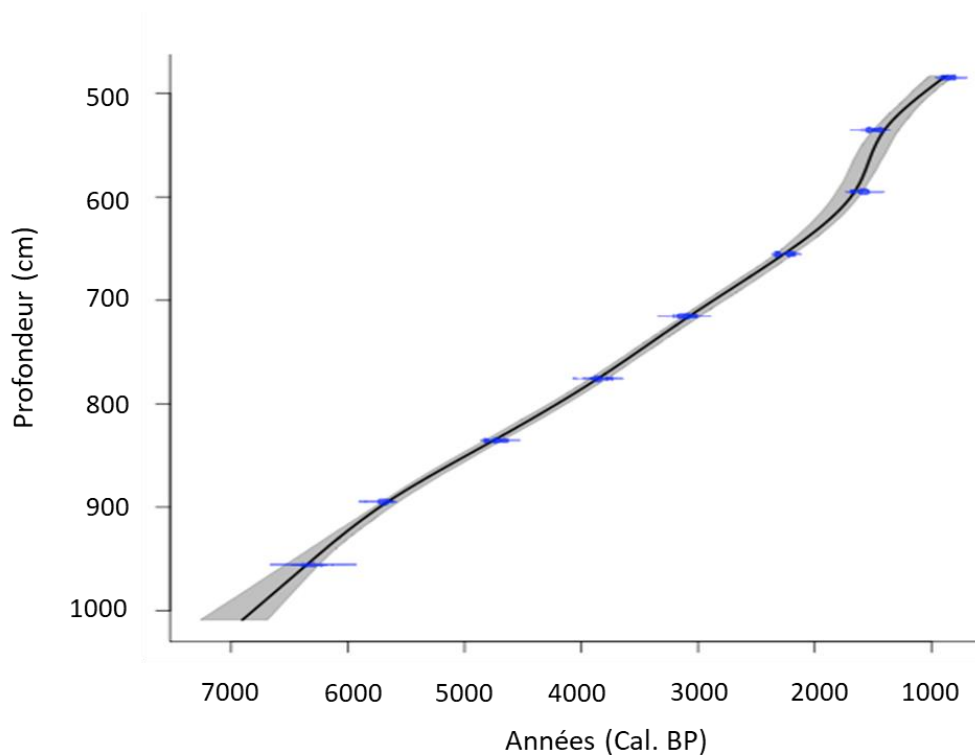


Figure 11. Courbe moyenne du profil chronologique avec les écarts-types des dates calibrées de la deuxième carotte du lac Flévy

2.3.2 TAUX D'ACCUMULATION DES ÉCAILLES DE TBE ET DES CHARBONS DE BOIS

Le taux d'accumulation des écailles de papillons et des charbons en fonction des années Cal. BP sont présentés dans la figure 12. Comparativement aux écailles de papillons, les charbons ne sont pas présents sur tout le profil chronologique de la carotte. Au début de l'Holocène, entre 9500 et 8300 ans Cal. BP, on observe de faibles taux d'accumulation pour les écailles et les charbons. Très peu de charbons ont été dénombrés entre 8300 et 3300 ans Cal. BP. Les taux d'accumulation des charbons réapparaissent à partir de 3300 ans Cal. BP où des pics d'accumulation importants sont observables. À partir de 978 ans Cal. BP jusqu'à 529 ans Cal. BP,

on identifie les plus hauts pics des charbons avec des taux d'accumulation respectifs de 0.86 charbons par cm^2 par année, 0,52 charbons par cm^2 par année et 1.04 charbons par cm^2 par année.

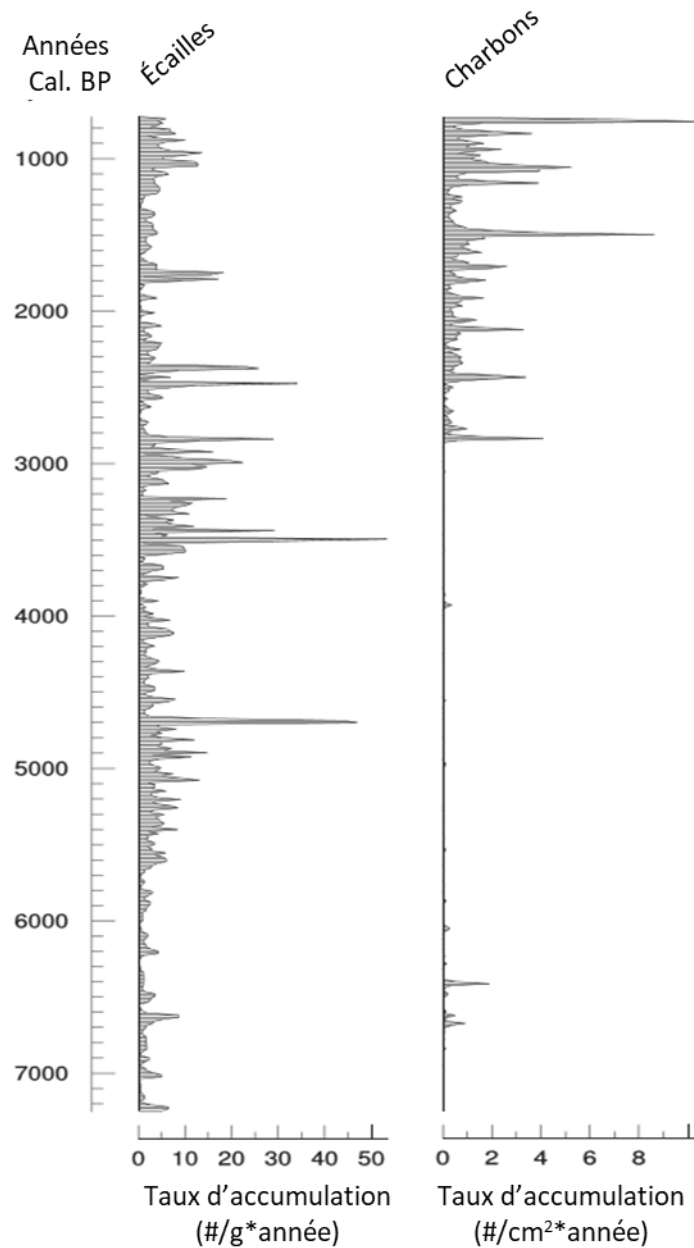


Figure 12. Taux d'accumulation des écailles de papillons ($\#/g \cdot \text{année}$) et des charbons de bois ($\#/\text{cm}^2 \cdot \text{année}$) du lac Flévy en fonction des années (Cal. BP)

2.3.3 FEUX ENREGISTRÉS

L'analyse des données concernant les charbons de bois avec le logiciel Charanalysis montre le taux d'accumulation de charbons selon les différentes années (Cal. BP x 1000) (figure 13A). Le logiciel a permis d'interpoler les données et ainsi différencier le signal de fond et les pics d'accumulation. Sur la figure, le signal de fond est représenté par la courbe en gris et la valeur seuil par la courbe en rouge. La valeur seuil a permis de déceler les pics d'accumulation (C_{fire}) représentés par des pics bleus dans la figure 13B.

On observe plusieurs variations dans les taux d'accumulation de charbons de bois dans le lac Flévy pendant l'Holocène. En effet, il y a plusieurs pics d'accumulation se situant entre 2840 et 730 années Cal. BP. Les plus hauts taux d'accumulation de cette section sont situés aux années 2836, 1497 et 756 Cal. BP avec des valeurs respectives de 1.04, 0.86 et 0.4 charbons par cm^2 par année. Avant cette grande quantité de pics, les taux d'accumulation deviennent pratiquement inexistantes jusqu'à environ 6400 années Cal. BP où l'on retrouve un petit pic ayant une valeur de 0.19 charbons par cm^2 par année.

Les pics (C_{fire}) se distinguant du signal de fond obtenus avec le modèle mixte Gaussien sont illustrés dans la figure 13B. Les croix rouges quant à elles, représentent les événements de feux (C_{peak}) ayant été identifiés. Au total, 20 feux ont été enregistrés. On peut remarquer que la quantité de pics est plus importante vers la fin de l'Holocène, ce qui vient en relation avec la figure du taux d'accumulation.

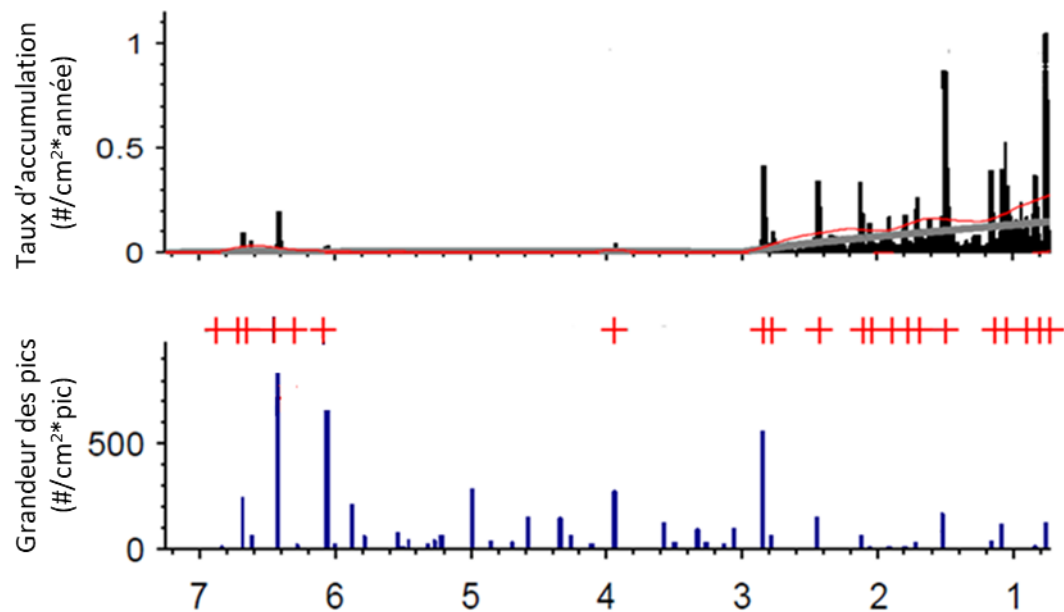


Figure 13. A) Taux d'accumulation des charbons de bois dans le lac Flévy en fonction des années (Cal. BP x 1000) B) Grandeur des pics de charbons de bois et identification des feux selon les années (Cal. BP x 1000)

2.3.4 FRÉQUENCE DES FEUX ET DES ÉPIDÉMIES DE LA TBE

Les courbes de la fréquence des évènements par 1000 ans en fonction des années (Cal. BP), enregistrés près du lac Flévy sont présentées dans la figure 14. La courbe de la fréquence des épidémies de la TBE est représentée en vert et celle de la fréquence des feux de forêt en rouge.

En général, les données de la fréquence des feux sont largement inférieures à celles observées pour les épidémies de la TBE. Pour ce qui est de la tendance de la courbe, on observe une légère augmentation de la fréquence entre 7200 et 6500

ans (cal. BP) pour atteindre une valeur de 5.3 feux par 1000 ans. Une diminution des valeurs est ensuite observée pour obtenir une fréquence nulle à 5000 ans (Cal. BP). Une augmentation assez constante est finalement observée à partir de 4000 ans (Cal. BP) jusqu'aux années plus récentes. Elle atteint alors un maximum de 8.5 feux par 1000 ans à 730 ans Cal. BP.

La courbe de la fréquence des épidémies de la TBE est plus élevée que celle de la fréquence des feux. En effet, la fréquence des épidémies de la TBE varie très peu pour l'intervalle de 7200 à 6500 ans (Cal. BP) avec une valeur moyenne de 4.3 et pour l'intervalle de 4400 à 2450 (Cal. BP) avec une moyenne d'environ 7 épidémies de la TBE par 1000 ans. Entre 6560 et 5022 ans Cal. BP, il y a une augmentation constante de la fréquence pour atteindre un maximum de 9.7 épidémies de la TBE par 1000 ans. Une forte augmentation est aussi observée à partir de 1450 ans (Cal. BP) jusqu'aux années plus récentes pour atteindre une valeur de 10 épidémies par 1000 ans.

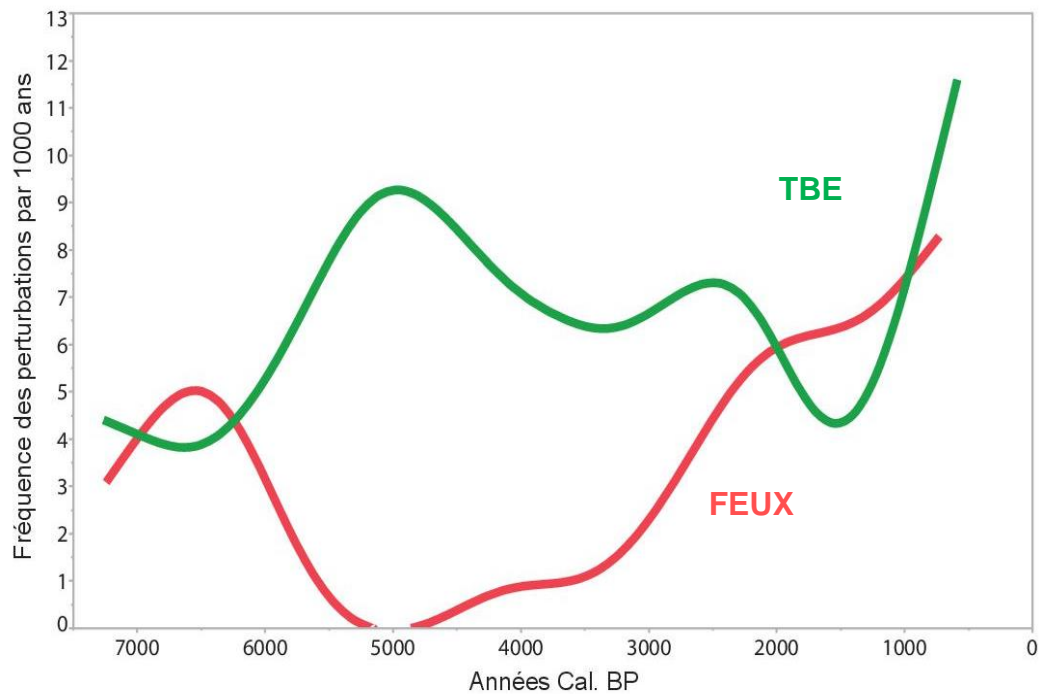


Figure 14. Fréquences des épidémies de la TBE et des feux de forêt par 1000 ans en fonction des années Cal. BP près du lac Flévy

2.3.5 INTERVALLE DE TEMPS ENTRE LES FEUX (FRI) ET CELUI ENTRE LES ÉPIDÉMIES DE LA TBE (SBORI)

Les intervalles de temps entre les perturbations enregistrées : intervalle de temps entre les feux (Fire Return Intervals, FRI) et celui entre les épidémies de la TBE (Spruce Budworm Outbreak Return Intervals, SBORI) sont illustrés dans la figure 15. Le FRI moyen est plus élevé que le SBORI moyen avec une valeur d'environ 304 ans Cal. BP entre les feux. Il n'y a pas eu de feux pendant de longues périodes pendant l'Holocène moyen entre 6060 et 3941 ans Cal. BP et 3941 et 2849 ans Cal. Bp. Les SBORI sont beaucoup plus courts surtout à partir de 6000 ans Cal.

BP. De courts intervalles de 28 à 42 ans entre les épidémies de la TBE ont été enregistrés pendant cette période.

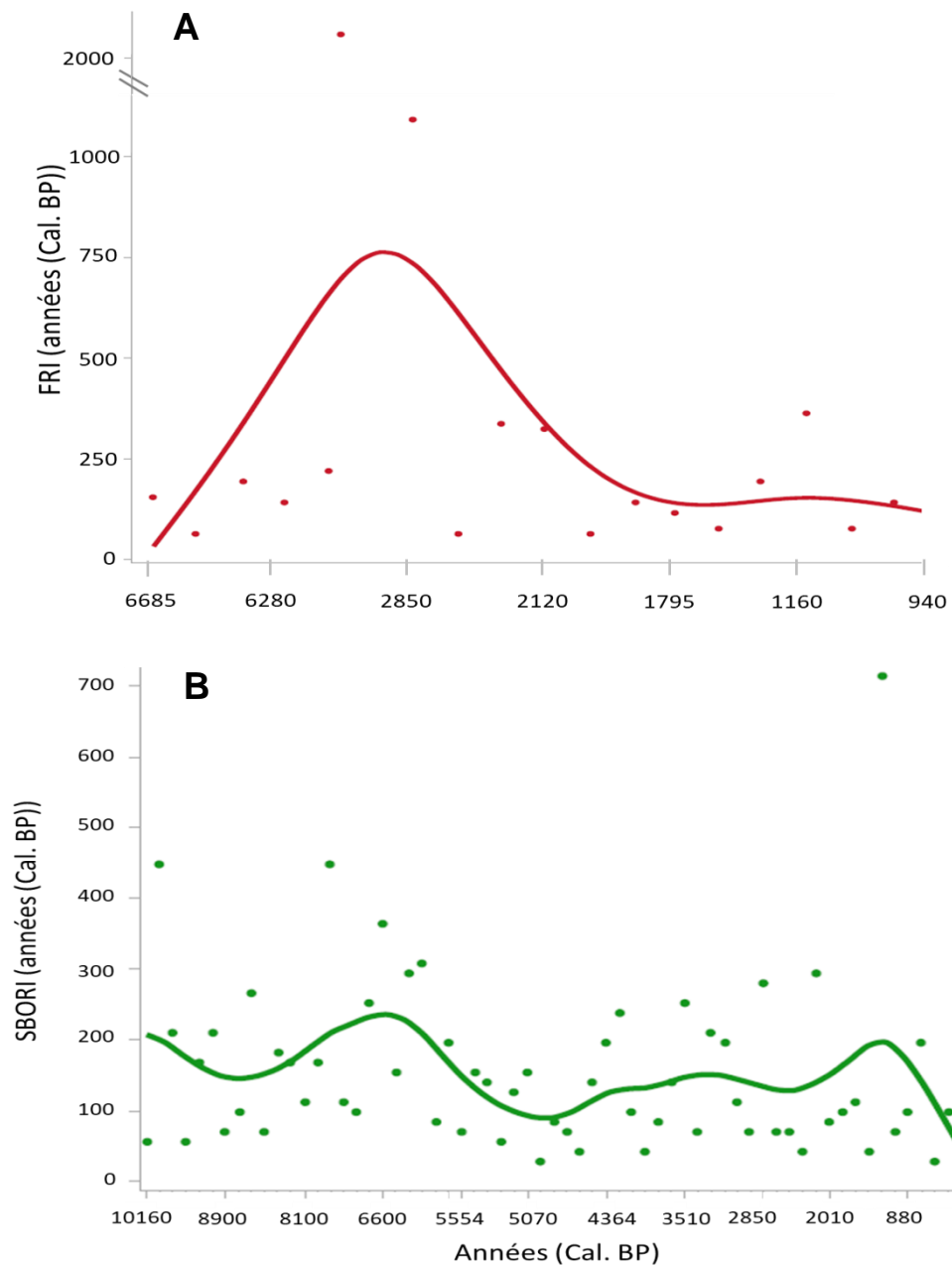


Figure 15. A) Intervalles de temps entre les feux (FRI) en fonction des années Cal. BP. B) Intervalles de temps entre les épidémies de la TBE (SBORI) en fonction des années Cal. BP.

2.4 DISCUSSION

2.4.1 DISTRIBUTION DES CHARBONS DE BOIS ET FRÉQUENCE DES FEUX

Plusieurs variations dans les taux d'accumulation de charbons de bois sont observables surtout au début et à la fin de l'Holocène (figure 12). Les taux d'accumulation sont nuls ou presque pendant l'Holocène moyen entre 6000 et 3000 ans Cal. BP. Toutefois, plusieurs feux ont été enregistrés entre 4000 et 3000 ans Cal. BP dans des lacs de l'Ouest de la province (Oris *et al.* 2014b). Par contre, ceci n'est pas observable pour le lac Flévy et pour plusieurs autres lacs du Québec où très peu de charbons ont été dénombrés (Carcaillet *et al.* 2001). L'Holocène moyen est caractérisé par des températures estivales chaudes et humides sur le territoire québécois (Carcaillet et Richard 2000). L'humidité était plus élevée en été pendant cette période due à l'augmentation de la stabilité de l'air humide expliquant une fréquence des feux beaucoup plus faible (Carcaillet et Richard 2000; El Bilali *et al.* 2013). De plus, la fréquence des feux n'est pas seulement contrôlée par la température mais par plusieurs facteurs combinés qui diminuent ou augmentent les risques des feux (Carcaillet et Richard 2000; Flannigan *et al.* 2001). Les facteurs tels que la topographie du territoire, la présence de barrière naturelle comme les lacs ou encore la proportion d'arbres feuillus dans un peuplement peuvent aussi limiter la propagation des feux (McCullough *et al.* 1998; Lesieur *et al.* 2002). Ceci a pu faire en sorte que les peuplements près du lac Flévy ont pu être épargnés pendant cette période. Toutefois, les taux d'accumulation du pin blanc (*Pinus strobus*) sont très élevés entre 6000 et 3000 ans (Figure 7). Le maintien du peuplement de cette essence d'arbre est caractérisé par des feux de surface fréquents de faible intensité (Heinselman 1981; Weyenberg *et al.* 2004). Il y aurait donc eu des feux partiels

pendant cet intervalle de temps, mais ils n'ont peut-être pas été enregistrés en raison des charbons plus petits ou encore de leur lessivage au sol.

Une augmentation dans les taux d'accumulation des charbons et de la fréquence des feux a été observée à partir de 3000 ans Cal. BP, comme le montre beaucoup de lacs sur le territoire québécois (Ali *et al.* 2008). Les FRI sont moins élevés à partir de cette période (figure 15). Pourtant, cet intervalle de temps est caractérisé par un climat plus frais et par une augmentation des précipitations démontrée par le niveau des lacs (Harrison et Metcalfe 1985; Carcaillet et Richard 2000; El Bilali *et al.* 2013). Le contrôle et la propagation des feux sont influencés par plusieurs facteurs combinés. Cette progression de la fréquence des feux coïncide avec quelques pics de macro-restes de pin gris (*Pinus banksiana*) et des pics plus importants de macro-restes d'épinettes noires (*Picea mariana*) retrouvés dans le lac Flévy pendant cette période (Figure 7). Des feux de surface fréquents de faible intensité peuvent favoriser la croissance de ces espèces pionnières (Lesieur *et al.* 2002). Il y aurait donc eu des feux partiels pendant cet intervalle de temps, mais n'auraient pas été enregistrés en raison des charbons plus petits ou encore de leur lessivage au sol.

2.4.2 TAUX D'ACCUMULATION DES CHARBONS DE BOIS ET DES ÉCAILLES DE LA TBE ET FRÉQUENCE DES ÉVÈNEMENTS

Des hypothèses ont été émises par des chercheurs concernant les interactions entre les épidémies de la TBE et les feux de forêts. Selon McCullough *et al.* (1998) et James *et al.* (2017) les peuplements ayant été atteints par une épidémie de la TBE seraient plus susceptibles d'augmenter les risques de l'ignition

des feux de forêt. Toutefois, la succession des feux après une épidémie est difficile à démontrer étant donné la grande échelle de temps de l'étude.

D'autres affirment que les peuplements ayant été brûlés seraient plus susceptibles d'être défoliés par la TBE après une certaine période (Blais 1983; Bergeron et Leduc 1998; Bouchard et Pothier 2008). En fait, la proportion de sapins baumiers prendrait de l'ampleur progressivement dans une période de 150 à 200 ans après un feu (Bouchard *et al.* 2006). Les courbes de la fréquence des deux perturbations montrent une relation inverse des courbes à long terme, ce qui appuie ces hypothèses (figure 14). Entre 6000 et 4000 ans Cal. BP, dans la période de l'Holocène moyen, la fréquence des épidémies est très élevée par rapport à celle des feux qui est plus basse (figure 14). Cette période était caractérisée par des étés chauds et humides avec une fréquence des feux peu élevée et des épidémies de la TBE au Nord de sa distribution en raison des conditions climatiques favorables (Carcaillet et Richard 2000). Lorsque l'intervalle entre les feux est très long, la proportion de sapins baumiers matures et d'épinettes noires augmente à long terme, ce qui rend le peuplement plus susceptibles aux risques d'être défolié par la TBE (Blais 1983; Bergeron et Leduc 1998). Le peuplement entre ainsi dans une phase cyclique en maintenant la proportion de sapins baumiers tolérants aux épidémies, puisqu'ils seront régénérés avec les banques de semis (Bouchard *et al.* 2006; Vepakomma *et al.* 2010). Par conséquent, la fréquence des activités de la TBE au lac Flévy reste constante à travers le temps lorsque les intervalles entre les feux sont longs et lorsque les conditions climatiques sont favorables à l'insecte.

Entre les années 6800 et 6200 Cal. BP et 1850 et 920 Cal. BP, la fréquence des feux est plus élevée que celle des épidémies de la TBE. Des feux récurrents ont

une influence sur la composition de la forêt et diminuent les risques des autres perturbations naturelles dont les épidémies de la TBE (Bergeron et Fenton 2012). En fait, des feux fréquents limitent l'abondance d'espèces hôtes de la TBE et ainsi diminuent la mortalité engendrée par les épidémies (Bergeron et Leduc 1998). Les sapins baumier ne sont pas avantagés par des feux sévères et récurrents puisque les banques de semis ne suffisent pas à régénérer rapidement les sapins dans le peuplement (Ali *et al.* 2008). Lorsque la fréquence des feux est élevée, le peuplement est surtout composé par des espèces adaptées au feu comme le pin gris et l'épinette noire (Ali *et al.* 2008). Entre les années 1872 et 920 Cal. BP, où la fréquence des feux est plus élevée, il y a de nombreux pics de macro-restes de pin gris et d'épinettes noires, ce qui coïncide avec la récurrence des feux sur le territoire pendant ces périodes (Figure 7).

CONCLUSION

Le principal objectif de ce mémoire était d'établir une relation entre les feux de forêt et les épidémies de la TBE pendant l'Holocène. Pour répondre à cet objectif, une nouvelle technique d'utilisation des écailles de la TBE comme indicateur des niveaux de population de la TBE a été élaborée. Les charbons ont été aussi dénombrés afin de comparer l'historique des feux et des épidémies de la TBE avec les écailles pendant l'Holocène. La fréquence des perturbations par 1000 ans présente une relation inverse entre les feux et les épidémies de la TBE pendant l'Holocène près du lac Flévy. Les résultats obtenus démontrent donc le potentiel de l'analyse combinée des écailles de la TBE, des charbons et des macro-restes végétaux. Il sera pertinent d'échantillonner plusieurs lacs dans un gradient latitudinal dans le but d'évaluer les interactions entre ces perturbations dans la province pendant l'Holocène. Ainsi, des plans de gestion pourront être développés d'une région à l'autre afin de répondre aux différents impacts de l'interaction entre les feux et les épidémies de la TBE qui seront causés dans le futur.

Certaines limites doivent être considérées pour la méthode d'extraction des écailles de la TBE. Le problème majeur avec les écailles est que celles-ci sont souvent brisées ou pliées, ce qui rend l'identification parfois difficile. Il faudra alors perfectionner la technique d'extraction des écailles pour mieux les observer. En comparant les difficultés rencontrées et les résultats obtenus par Simard *et al.* (2006) avec les fèces, cette technique d'extraction des écailles est très concluante puisque l'on en retrouve sur l'entièreté du profil chronologique et qu'elles sont beaucoup plus faciles à identifier. De plus, la technique n'a été testée que pour un seul lac, il est alors difficile d'évaluer la relation entre l'abondance des écailles et la

sévérité des épidémies. Il sera alors intéressant, dans des études futures, d'échantillonner deux carottes par lac pour voir si le profil des écailles reste le même et aussi d'analyser d'autres lacs de la région avec la même technique afin de comparer les résultats.

RÉFÉRENCES

- Ali AA, Carcaillet C et Bergeron Y. 2009. Long-term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*, 15 : 1230-1241.
- Ali AA, Asselin H, Larouche AC, Bergeron Y, Carcaillet C et Richard PJH. 2008. Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Quebec, Canada. *Holocene*, 18 : 693-703.
- Arseneault D, Dy B, Gennaretti F, Autin J et Begin Y. 2013. Developing millennial tree ring chronologies in the fire-prone North American boreal forest. *Journal of Quaternary Science*, 28 : 283-292.
- Bergeron Y et Leduc A. 1998. Relationships between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southeastern Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 9 : 493-500.
- Bergeron Y, Leduc A, Morin H et Joyal C. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25 : 1375-1384.
- Bergeron Y, Gauthier S, Kafka V, Lefort P et Lesieur D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 31 : 384-391.
- Blaauw M. 2010a. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology*, 5 : 512-518.
- Blaauw M. 2010b. Keep Clam and carry on : Clam 2.2 Manual. <http://www.chrono.qub.ac.uk/blaauw/clam.html>
- Blais JR. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreak in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13 : 539-547.
- Blarquez O, Ali AA, Girardin MP, Grondin P, Frechette B, Bergeron Y et Hély C. 2015. Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers. *Scientific Reports*, 5.
- Bouchard M et Pothier D. 2008. Simulations of the effects of changes in mean fire return intervals on balsam fir abundance, and implications for spruce budworm outbreaks. *Ecological Modelling*, 218 : 207-218.
- Bouchard M et Auger I. 2013. Influence of environmental factors and spatio-temporal covariates during the initial development of a spruce budworm outbreak. *Landscape Ecology*, 29 : 111-126.
- Bouchard M, Kneeshaw D et Bergeron Y. 2006. Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology*, 87 : 2319-2329.

- Boulanger Y, Girardin M, Bernier PY, Gauthier S, Beaudoin A et Guindon L. 2017. Changes in mean forest age in Canada's forests could limit future increases in area burned but compromise potential harvestable conifer volumes. *Canadian Journal of Forest Research*, 47 : 755-764.
- Braadbaart F et Poole I. 2008. Morphological, chemical and physical changes during charcoalification of wood and its relevance to archaeological contexts. *Journal of Archaeological Science*, 35 : 2434-2445.
- Bradbury JP et Dean WE. 1993. Elk Lake, Minnesota : Evidence for Rapid Climate Change in the North-Central United States. The Geological Society of America 336 p.
- Brossier B, Oris F, Finsinger W, Asselin H, Bergeron Y et Ali AA. 2014. Using tree-ring records to calibrate peak detection in fire reconstructions based on sedimentary charcoal records. *Holocene*, 24 : 635-645.
- Carcaillet C. 2001. Are Holocene wood-charcoal fragments stratified in alpine and subalpine soils? Evidence from the Alps based on AMS C-14 dates. *Holocene*, 11 : 231-242.
- Carcaillet C et Richard PJH. 2000. Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics*, 16 : 549-559.
- Carcaillet C, Richard PJH, Bergeron Y, Frechette B et Ali AA. 2010. Resilience of the boreal forest in response to Holocene fire-frequency changes assessed by pollen diversity and population dynamics. *International Journal of Wildland Fire*, 19 : 1026-1039.
- Carcaillet C, Bergeron Y, Richard PJH, Frechette B, Gauthier S et Prairie YT. 2001. Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, 89 : 930-946.
- Dale VH, Joyce LA, McNulty S, Neilson RP, Ayres MP, Flannigan MD, Hanson PJ, Irland LC, Lugo AE, Peterson CJ, Simberloff D, Swanson FJ, Stocks BJ et Wotton BM. 2001. Climate change and forest disturbances. *Bioscience*, 51 : 723-734.
- El Bilali H, Patterson RT et Prokoph A. 2013. A Holocene paleoclimate reconstruction for eastern Canada based on delta O-18 cellulose of Sphagnum mosses from Mer Bleue Bog. *Holocene*, 23 : 1260-1271.
- Flannigan M, Campbell I, Wotton M, Carcaillet C, Richard P et Bergeron Y. 2001. Future fire in Canada's boreal forest: paleoecology results and general circulation model - regional climate model simulations. *Canadian Journal of Forest Research*, 31 : 854-864.
- Fleming RA, Candau JN et McAlpine RS. 2002. Landscape-scale analysis of interactions between insect defoliation and forest fire in Central Canada. *Climatic Change*, 55 : 251-272.
- Frey DG. 1986. Cladocera analysis. Dans : *Handbook of holocene paleoecology and paleohydrology* B.E. Berlung, p. 667-692.

Gagnon R. 1989. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinette noire (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean. *Nat Can*, 116 : 117-124.

Gavin D. 2008. Charster User's Guide.
<http://geog.uoregon.edu/envchange/software/charster/Introduction.html>

Gavin DG, Hu FS, Lertzman K et Corbett P. 2006. Weak climatic control of stand-scale fire history during the late Holocene. *Ecology*, 87 : 1722-1732.

Gray DR. 2008. The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada. *Climatic Change*, 87 : 361-383.

Gray DR, Regniere J et Boulet B. 2000. Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 127 : 217-231.

Hardy YJ, Lafond A et Hamel L. 1983. The epidemiology of the current Spruce budworm outbreak in Quebec. *Forest Science*, 29 : 715-725.

Harrison S et Metcalfe S. 1985. Variations in Lake Levels during the Holocene in North America: An Indicator of Changes in Atmospheric Circulation Patterns. *Geographie Physique Et Quaternaire*, 39 : 141-150.

Hausmann S, Larocque-Tobler I, Richard PJH, Pienitz R, St-Onge G et Fye F. 2011. Diatom-inferred wind activity at Lac du Sommet, southern Quebec, Canada: A multiproxy paleoclimate reconstruction based on diatoms, chironomids and pollen for the past 9500 years. *Holocene*, 21 : 925-938.

Heinselman ML. 1981. Fire and Succession in the Conifer Forests of Northern North America. Dans : *Forest succession*. Springer-Verlag, New-York, p. 517.

Higuera P. 2009. CharAnalysis 0.9: Diagnostic and analytical tools for sediment-charcoal analysis.
https://www.researchgate.net/publication/254406379_CharAnalysis_09_Diagnostic_and_analytical_tools_for_sediment-charcoal_analysis

Higuera PE, Sprugel DG et Brubaker LB. 2005. Reconstructing fire regimes with charcoal from small-hollow sediments: a calibration with tree-ring records of fire. *Holocene*, 15 : 238-251.

Higuera PE, Gavin DG, Bartlein PJ et Hallett DJ. 2010. Peak detection in sediment-charcoal records: impacts of alternative data analysis methods on fire-history interpretations. *International Journal of Wildland Fire*, 19 : 996-1014.

James PMA, Robert LE, Wotton BM, Martell DL et Fleming RA. 2017. Lagged cumulative spruce budworm defoliation affects the risk of fire ignition in Ontario, Canada. *Ecological Applications*, 27 : 532-544.

- Jardon Y, Morin H et Dutilleul P. 2003. Periodicity and synchronism of spruce budworm outbreaks in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 33 : 1947-1961.
- Jasinski JPP et Payette S. 2005. The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Quebec, Canada. *Ecological Monographs*, 75 : 561-583.
- Jepsen JU, Biuw M, Ims RA, Kapari L, Schott T, Vindstad OPL et Hagen SB. 2013. Ecosystem Impacts of a Range Expanding Forest Defoliator at the Forest-Tundra Ecotone. *Ecosystems*, 16 : 561-575.
- Lavoie M, Filion L et Robert EC. 2009. Boreal peatland margins as repository sites of long-term natural disturbances of balsam fir/spruce forests. *Quaternary Research*, 71 : 295-306.
- Lesieur D, Gauthier S et Bergeron Y. 2002. Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 32 : 1996-2009.
- Lussier J-M, Morin H et Gagnon R. 2002. Mortality in black spruce stands of fire or clear-cut origin. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 : 539-547.
- Lysyk TJ. 1989. Stochastic-model of eastern spruce budworm (lepidoptera, tortricidae) phenology on white spruce and balsam fir. *Journal of Economic Entomology*, 82 : 1161-1168.
- McCullough DG, Werner RA et Neumann D. 1998. Fire and insects in the northern and boreal forest ecosystems of North America *Annual Review of Entomology*, 43 : 107-127.
- MFFP. 2015. La tordeuse des bourgeons de l'épinette. <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/fimag/insectes/fimag-insectes-insectes-tordeuse.jsp>
- Millspaugh SH et Whitlock C. 1995. A 750-year fire history based on lake sediment records in central yellowstone-national-park, USA. *Holocene*, 5 : 283-292.
- Morin H. 1998. Importance et évolution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est du Canada : l'apport de la dendrochronologie. *Geographie Physique Et Quaternaire*, 52 : 237.
- Navarro L, Harvey A-E et Morin H. 2017. Lepidoptera wing scales: a new paleoecological indicator to reconstruct spruce budworm abundance. *Canadian Journal of Forest Research*.
- Nealis VG et Regniere J. 2004. Insect-host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 34 : 1870-1882.
- Oris F, Ali AA, Asselin H, Paradis L, Bergeron Y et Finsinger W. 2014a. Charcoal dispersion and deposition in boreal lakes from 3 years of monitoring: Differences between local and regional fires. *Geophysical Research Letters*, 41 : 6743-6752.

- Oris F, Lamentowicz M, Genries A, Mourier B, Blarquez O, Ali AA, Bremond L et Carcaillet C. 2013. Holocene changes in climate and land use drove shifts in the diversity of testate amoebae in a subalpine pond. *Journal of Paleolimnology*, 49 : 633-646.
- Oris F, Asselin H, Finsinger W, Hely C, Blarquez O, Ferland ME, Bergeron Y et Ali AA. 2014b. Long-term fire history in northern Quebec: implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of Applied Ecology*, 51 : 675-683.
- Ouarmim S, Asselin H, Bergeron Y, Ali AA et Hely C. 2014. Stand structure in fire refuges of the eastern Canadian boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 324 : 1-7.
- Prentice IC, Bartlein PJ et Webb T. 1991. Vegetation and climate change in eastern north-america since the last glacial maximum. *Ecology*, 72 : 2038-2056.
- Pureswaran DS, de Grandpré L, Pare D, Taylor A, Barrette M, Morin H, Régnière J et Kneeshaw DD. 2015. Climate-induced changes in host tree–insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*, 96 : 1480-1491.
- Pyne SJ, Andrews PL et Laven RD. 1996. Introduction to wildland fire. J. Wiley, New York Toronto, xxxiii, 769 p. p.
- Regniere J et Nealis VG. 2007. Ecological mechanisms of population change during outbreaks of the spruce budworm. *Ecological Entomology*, 32 : 461-477.
- Regniere J, Lysyk TJ et Auger M. 1989. Population-density estimation of spruce budworm, *choristoneura-fumiferana* (clem) (Lepidoptera, Tortricidae) on balsam fir and white spruce from 45-cm mid-crown branch tips. *Canadian Entomologist*, 121 : 267-281.
- Regniere J, St-Amant R et Duval P. 2012. Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: spruce budworm as an example. *Biological Invasions*, 14 : 1571-1586.
- Reimer PJ, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Ramsey CB, Buck CE, Cheng H, Edwards RL, Friedrich M, Grootes PM, Guilderson TP, Hafflidson H, Hajdas I, Hatte C, Heaton TJ, Hoffmann DL, Hogg AG, Hughen KA, Kaiser KF, Kromer B, Manning SW, Niu M, Reimer RW, Richards DA, Scott EM, Southon JR, Staff RA, Turney CSM et van der Plicht J. 2013. INTCAL13 AND MARINE13 RADIOCARBON AGE CALIBRATION CURVES 0-50,000 YEARS CAL BP. *Radiocarbon*, 55 : 1869-1887.
- Richard PJH et Grondin P. 2009. Histoire postglaciaire de la végétation. Dans : Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, p. 170-176.
- RNC. 2013. La tordeuse des bourgeons de l'épinette : en route vers le nord? L'éclaircie, forêts Scd, Québec, Canada, 2 p.
- RNC. 2015. Tordeuse des bourgeons de l'épinette. <http://www.rncan.gc.ca/forets/feux-insectes-perturbations/principaux-insectes/13384>
- Royama T. 1984. Population dynamics of the spruce budworm *choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs*, 54 : 429-462.

- Royama T, MacKinnon EW, Kettela GE, Carter EN et Hartling K, L. 2005. Analysis of spruce budworm outbreak cycles in new brunswick, canada, since 1952. *Ecology*, 86 : 1212–1224.
- Scott AC et Damblon F. 2010. Charcoal: Taphonomy and significance in geology, botany and archaeology. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 291 : 1-10.
- Simard I, Morin H et Potelle B. 2002. A new paleoecological approach to reconstruct long-term history of spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 32 : 428-438.
- Simard I, Morin H et Lavoie C. 2006. A millennial-scale reconstruction of spruce budworm abundance in Saguenay, Quebec, Canada. *Holocene*, 16 : 31-37.
- Telford R, Heegaard E et Birks H. 2004. All age–depth models are wrong: but how badly? *Quaternary Science Reviews*, 23 : 1-5.
- Vepakomma U, Kneeshaw D et St-Onge B. 2010. Interactions of multiple disturbances in shaping boreal forest dynamics: a spatially explicit analysis using multi-temporal lidar data and high-resolution imagery. *Journal of Ecology*, 98 : 526-539.
- Viau AE, Gajewski K, Sawada MC et Fines P. 2006. Millennial-scale temperature variations in North America during the Holocene. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 111 : 12.
- Volney WJA et Fleming RA. 2000. Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 86 : 283–294.
- Weatherspoon MR, Cai Y, Crne M, Srinivasarao M et Sandhage KH. 2008. 3D Rutile Titania-Based Structures with Morpho ButterflyWing Scale Morphologies. *Angewandte Chemie*, 47 : 7921 –7923.
- Weyenberg SA, Frelich LE et Reich PB. 2004. Logging versus fire: How does disturbance type influence the abundance of *Pinus strobus* regeneration? *Silva Fennica*, 38 : 179-194.
- Whitlock C et Millspaugh SH. 1996. Testing the assumptions of fire history studies: An examination of modern charcoal accumulation in Yellowstone National Park, USA. *Holocene*, 6 : 7-15.
- Williams JW et Liebhold AM. 2000. Spatial synchrony of spruce budworm outbreaks in eastern north america. *Ecology*, 81 : 2753–2766.
- Wotton BM, Flannigan MD et Marshall GA. 2017. Potential climate change impacts on fire intensity and key wildfire suppression thresholds in Canada. *Environmental Research Letters*, 12.
- Zhang W, Gu J, Liu Q, Su H, Fan T et Zhang D. 2014. Butterfly effects: novel functional materials inspired from the wings scales. *Royal society of chemistry*, 16 : 19767-19780.

